

P. 3835
Juillet 1980

Trimestriel

fascicule 2

BULLETIN**D'ÉCOLOGIE**

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

(Reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976)

Secrétariat : 4, avenue du Petit Château, 91800 BRUNOY.

(Voir en p. III de couverture pour le règlement des cotisations à MASSON & C^{ie}).

Bureau pour l'année 1980 :

Président : J. A. RIOUX, Laboratoire de Parasitologie, rue Auguste Broussonnet, 34000 Montpellier.

Vice-Président : P. PESSON, I.N.A., Laboratoire de Zoologie, Biologie animale et Ecologie, 16, rue Claude Bernard, 75231 Paris Cedex 05.

Deuxième Vice-Président : J.-Cl. LEFEUVRE, Professeur au Muséum, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

Présidents honoraires : G. LEMÉE et P. GRISON.

Secrétaire général : Claude DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Laboratoire d'Ecologie générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

Secrétaire générale adjointe : Germaine RICOU, Laboratoire de Zoologie agricole, 16, rue Dufay, 76100 Rouen.

Trésorier : Professeur JARRY, Faculté de Médecine, rue Auguste Broussonnet, 34000 Montpellier.

Trésorier adjoint : Professeur M. AMANIEU, Laboratoire d'Hydrobiologie, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cedex.

Secrétaire du Bulletin : Roger DAJOZ, Laboratoire d'Ecologie générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

Conseil pour l'année 1980 :

AMANIEU Michel, Professeur, Laboratoire d'Hydrobiologie, Université des Sciences et techniques du Languedoc, place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cedex.

BLONDEL Jacques, Maître de recherche, Station Biologique de la Tour du Valat, C.N.R.S., Le Sambuc, 13200 Arles.

BOUDOURESQUE Charles, Professeur, U.E.R. des Sciences de la Mer et de l'Environnement, Luminy, Laboratoire de Biologie Végétale, 70, route Léon Lachamp, 13288 Marseille Cedex 2.

COINEAU Yves, Professeur, Muséum National, Laboratoire des Arthropodes, 61, rue Buffon, Paris V.

DAJOZ Roger, Sous-Directeur, Laboratoire d'Ecologie générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE Claude, Professeur, Laboratoire d'Ecologie générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

GEHU Jean-Marie, Professeur, Laboratoire de Botanique Systématique et Ecologique, Faculté de Pharmacie, rue Laguesse, 59000 Lille.

GOUNOT Michel, Professeur, Institut de Botanique, 28, rue Goethe, 67083 Strasbourg.

JARRY Daniel, Professeur, Laboratoire de Parasitologie, Faculté de Médecine, Institut de Botanique, rue Auguste Broussonnet, 34000 Montpellier.

LACOSTE Alain, Laboratoire d'Ecologie végétale, 1, place Leclerc, 25042 Besançon Cedex.

LAMOTTE Maxime, Professeur, Ecole Normale Supérieure, Laboratoire de Zoologie, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05.

LESSERRE Pierre, Maître Assistant, Institut Universitaire de Biologie marine, Station de Biologie d'Arcachon, 2, rue du Professeur Jolyet, 33120 Arcachon.

LAUBIER Lucien, Professeur, Centre National pour l'Exploitation des Océans, 66, avenue d'Iéna, 75116 Paris.

LEBRETON Philippe, Professeur, Université Claude Bernard Lyon I, Département de Biologie végétale, Service de Phytchimie et Phytophysologie, 43, boulevard du 11 novembre 1918, 69621 Villeurbanne.

LEFEUVRE Jean-Claude, Professeur au Muséum, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

LEGAY Jean-Marie, Professeur, Université Claude Bernard Lyon I, Unité d'Enseignement et de Recherche des Sciences de la Nature, Département de Biologie générale et appliquée, Laboratoire de Biométrie 43, boulevard du 11 novembre 1918, 69621 Villeurbanne.

MASSOUD Zaher, Maître de recherche, Laboratoire d'Ecologie générale, 4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy.

OZENDA Paul, Professeur, Botanique et Biologie végétale et Station Alpine du Lautaret, Cedex 53, 38 Grenoble Gare.

PESSON Paul, Professeur, I.N.A., Laboratoire de Zoologie, Biologie animale et Ecologie, 16, rue Claude Bernard, 75231 Paris Cedex 05.

RAMADE François, Professeur, Laboratoire de Zoologie, Université de Paris Sud, 91405 Orsay.

M^{me} RICOU Germaine, Ingénieur agronome, Laboratoire de Zoologie agricole, 16, rue Dufay, 76100 Rouen.

RIOUX Jean-Antoine, Professeur, Laboratoire de Parasitologie, rue Auguste Broussonnet, 34000 Montpellier.

ROUX Albert, Maître de recherche, Département de Biologie animale et Zoologie, 43, boulevard du 11 novembre 1918, 69621 Villeurbanne.

TREHEN Jean-Marie, Professeur, Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand.

VANNIER Guy, Maître de recherche, Laboratoire d'Ecologie générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

Juillet 1980
Trimestriel

fascicule 2

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

Reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976

SECRÉTARIAT GÉNÉRAL

4, Avenue du Petit-Château
91800 BRUNOY, Essonne (France)

Publié avec le concours financier du Centre National de la Recherche Scientifique

Tome 11



Bibliothèque Centrale Muséum



3 3001 00041520 7

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

- Tome 11 - 1980 - n° 2 - Juillet -

SOMMAIRE

Ph. LEBRETON. — La répartition des arbres dans la région Rhône-Alpes : un constat, son utilisation	81
M. LOUIS. — Etude d'un peuplement mixte d' <i>Orchestia montagui</i> et d' <i>Orchestia dehayesi</i> dans la baie de Bou Ismail (Algérie)	97
M. GUERLESQUIN et A. VAQUER. — Quelques observations biologiques et floristiques sur les rizières de Camargue : Biotopes à Characées	113
D. RONDELAUD. — Premières données sur l'écologie et l'éthologie de <i>Zonitoides nitidus</i> Müller et d' <i>Oxychilus draparnaudi</i> Beck (Mollusques Gastéropodes Pulmonés) dans leurs habitats naturels	125
Analyses d'ouvrages	133

Le Secrétariat Général s'excuse du retard apporté à la parution du Bulletin, partiellement dû au rattrapage du retard 1979. Les quatre fascicules 1980 seront parus d'ici la fin de l'année 1980 (fasc. 4 en janvier 1981).

Il en profite pour demander à tous les membres d'acquitter leur cotisation 1980, et s'ils ne l'ont pas faite encore, leur cotisation 1979. Chèques à M. le Trésorier, à adresser au Secrétariat Général qui fait suivre après mise au net du fichier.

LA RÉPARTITION DES ARBRES DANS LA RÉGION RHONE-ALPES : UN CONSTAT, SON UTILISATION

par Philippe LEBRETON

*Centre Ornithologique Rhône-Alpes et Département de Biologie Végétale,
Université Claude Bernard, Lyon I, F - 69622 Villeurbanne Cédex*

RÉSUMÉ

L'étude, par analyse multivariée, d'une matrice semi-quantitative tirée de l'Atlas Ornithologique Rhône-Alpes et résumant la distribution des 12 (14) principales espèces arborées dans les 60 districts naturels reconnus par cet ouvrage, a permis d'ordonner les espèces en fonction des milieux, et réciproquement.

Dans un second temps, l'étude des corrélations entre la position des espèces et les paramètres éco-géographiques des districts, a permis de dégager les propriétés écologiques (climatiques, édaphiques) des mêmes espèces, et de les rattacher aux notions classiques d'étages et de séries de végétation.

En conclusion, à partir d'un inventaire botanique et écologique pourtant simplifié — et par là très accessible —, les arbres se comportent comme d'excellents indicateurs bioclimatiques des milieux qui les abritent. Cette constatation débouche sur des propositions de relevé et de traitement d'inventaires biologiques.

INTRODUCTION

La végétation — au premier chef la végétation arborée — est pour l'oiseau un élément primordial du biotope. Aussi l'Atlas Ornithologique Rhône-Alpes a-t-il pris en compte la distribution des arbres au même titre que celle des oiseaux, au niveau des 60 districts naturels reconnus dans cette région (C.O.R.A., 1977). Si cette information botanique est

SUMMARY

The study, by multivariate analysis, of a semi-quantitative matrix based on the "Atlas Ornithologique Rhône-Alpes", and summarizing the distribution of the 12 (14) principal species of trees in the 60 natural districts defined herein, has allowed us to order the species as a function of the district and the districts as a function of the species.

Secondly, study of correlation between species position and the eco-geographic parameters of the districts set forth the ecological properties (climate, soil) of these species, and permitted linking properties to the classical notions of plant levels and series.

In conclusion, simplified (hence readily accessible) botanical and ecological data reveal the trees studied to be excellent bioclimatic indicators of their environment. This interpretation could have implications for the sampling and management of biological inventories.

ainsi mise au service de l'ornithologie, il n'en demeure pas moins qu'elle peut être considérée et traitée *per se*, d'autant que le même Atlas contient toute une série de données écologiques (Cf. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1978) permettant d'envisager la mise en évidence de relations entre l'arbre et son propre milieu.

Nos connaissances sur la distribution des arbres rhônalpins ont une triple origine : (i) les travaux conduits depuis une vingtaine d'années par le Labo-

TABLEAU 1
Tableau botanique (matrice de données).

ARBRES	DISTRICTS																											
	Baugy-Nord	Bresse	Revermont	Haut-Bugry	Crêt du Jura	Gr. Linnin	Coailis	Monts de la Madelon	Roubaix	Baugy-Sud	Val de Saône	Dombes	Bugry	Valromey	Fier-Rumilly	Genève-Ainay	Bornes-Aenis	Arve-Giffre	Mont-Blanc	Monts du Forez	Plaine du Forez	Monts du Lyonnais	Est-Lyonnais	Isle d'Ain	Bes-Bugry	Rhône-Bourget	Bugry	
Aulne vert	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	3	—	1	2	1	1	3	2	2
Charme	1	2	2	2	1	2	2	—	2	1	1	2	1	1	2	2	1	1	2	3	—	1	2	1	1	3	2	2
Chêne vert	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Chêne pubescent	1	—	1	1	1	1	1	—	1	1	1	—	1	1	1	1	1	1	—	—	—	1	2	2	2	1	1	
Chêne sessile	1	3	2	1	2	2	2	2	3	2	1	1	2	2	2	2	1	1	1	2	3	3	2	3	3	2	2	
Chêne pédonculé	1	2	1	1	1	2	1	—	1	1	1	2	1	1	2	1	1	1	1	—	2	1	2	2	1	2	1	
Châtaignier	2	—	1	—	—	1	—	1	—	2	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	2	—	1	1	—	
Hêtre	1	1	1	2	2	1	3	2	—	1	—	1	2	2	1	2	3	2	1	2	—	1	—	—	2	—	3	
Sapin	3	—	—	3	2	—	2	3	—	3	—	—	3	3	2	1	2	2	2	3	—	1	—	—	1	—	3	
Épicéa	2	1	1	2	2	1	3	2	—	2	—	—	2	2	1	1	3	3	2	1	1	1	—	—	2	—	2	
Pin sylvestre	1	1	2	2	1	1	—	2	1	2	1	1	1	1	—	—	1	—	1	3	2	2	1	1	—	—	—	
Pin à crochet	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	
Pin cembro	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	
Mélèze	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	

ratoire de Biologie Végétale de l'Université de Grenoble, concernant surtout le massif alpestre; (ii) les observations de terrain des naturalistes collaborateurs de l'Atlas Ornithologique, complétées (iii) — respectivement pour les départements de l'Ain, de la Loire et du Rhône — par les remarques de MM. J. SCHAT (O. N. F.), M. BRUN (O. N. F.) et P. COQUET (D. D. A.). Insistons sur le fait que nous nous sommes intéressés à la végétation *réelle*, plus déterminante pour l'oiseau, laquelle peut différer de la végétation *potentielle*, à priori plus révélatrice des relations naturelles végétal-milieu. En pratique, la distorsion entre les deux notions ne sera vraiment sensible que pour deux essences, fortement influencées par l'homme : le pin sylvestre et l'épicéa.

Plus précisément, 14 espèces arborées ont été retenues pour notre étude (8 feuilles, 6 résineux),

pour lesquelles a été fournie une cotation semi-quantitative : 0 = absent, 1 = peu commun, 2 = assez commun, 3 = très commun. Il s'agit en fait d'une échelle de type plutôt logarithmique, dont l'indice 3 s'attache à la magnitude 10 % de surface occupée, l'indice 2 à la magnitude 1 %, l'indice 1 à la magnitude 1 %.

L'entité géographique adoptée pour la cartographie est celle du *district*, petite région naturelle présentant une certaine homogénéité physiographique, géologique et climatique; on donnera comme exemples : la Dombes, la Chartreuse, le Pilat, le Val de Saône, le Queyras, etc., renvoyant le lecteur à l'Atlas précité pour tout détail méthodologique complémentaire. Ce concept de district est assez proche du « 3^e niveau de perception biogéographique », ou *secteur écologique*, de LONG (1969).

	Beaufortin	Corpes Sud Loire	Pilat	Moyenne Val Rhône	Bas-Dauphiné	Bière	Mont du Chat	Charente	Grévaudon	Belledune	Tarentaise	Maurienne	Haut-Vivara	Chamban	Basse Isère	Grandes Rousses	Hauts Ardèche	Vivara	Basse Val Rhône	Vercors	Tribes	Oisans	Brignonnais	Basse-Ardèche	Triazin	Diois	Haut Diois	Droisy	Champsaur	Embronnais	Queyras	Berninois	Gapennais	
	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	
	2	-	-	-	-	-	-	1	-	1	3	2	-	-	-	2	-	-	-	1	1	2	1	-	-	-	-	-	2	1	2	-	-	
	-	2	1	-	1	1	2	1	1	1	-	-	1	1	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	1	-	-	-	1	2	-	-	
	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	2	2	-	-	-	-	3	3	1	-	-	-	-	-	-	2	-
	1	1	1	2	1	1	1	1	2	2	1	1	2	1	2	1	2	3	3	1	2	1	-	3	3	3	2	1	1	2	-	3	3	
	1	2	2	1	2	1	2	1	2	2	2	1	2	2	2	1	2	2	1	1	2	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	
	-	-	1	1	3	1	1	1	-	-	-	-	1	2	-	-	-	-	1	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	1	2	2	1	2	-	1	1	2	2	1	1	2	2	1	-	3	3	-	-	1	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	
	2	1	2	-	1	-	2	3	-	2	1	1	1	1	-	1	2	1	-	3	2	1	-	-	-	2	3	2	2	-	-	2	2	
	2	1	3	-	-	-	2	3	-	2	2	2	1	-	-	2	2	1	-	3	2	1	1	-	-	1	2	2	2	1	1	1	-	
	3	-	2	-	1	1	2	2	-	2	3	2	1	2	-	1	1	-	-	2	1	2	-	-	-	1	1	2	2	1	1	1	-	
	-	3	2	1	-	-	-	1	-	1	2	2	2	2	-	1	2	3	1	1	2	1	2	2	2	3	3	3	2	3	2	3	3	
	1	-	-	-	-	-	-	2	-	2	1	2	-	-	-	2	-	-	-	2	1	2	1	-	-	-	1	1	1	-	1	-	-	
	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2	-	-	1	1	-	-	-	-	-	2	2	-	-	-	-	-	-	1	1	2	-	
	1	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2	-	-	-	2	-	-	-	-	-	1	2	3	-	-	-	-	1	2	3	3	-	-	

Ces districts, au nombre de 60 pour la région Rhône-Alpes (8 départements auxquels a été adjoint celui des Hautes-Alpes, pour d'évidentes raisons biogéographiques, sinon administratives), couvrent en moyenne 860 km² (écart-type 410 km²; extrêmes : Revermont, 300 km², et Haute-Ardèche, 2 000 km²), si bien que la maille moyenne de notre cartographie est de l'ordre de 30 km. Nous disposons donc d'une matrice semi-quantitative de 60 × 14 (ou × 12), soit 840 (ou 720) données élémentaires; ce chiffre est suffisamment élevé pour que quelques erreurs ou d'inévitables imprécisions locales n'aient que peu de retentissement sur des conclusions d'ordre général. En outre, un ensemble de 35 données éco-géographiques (topographie, climat, sol...) nous permettra de rechercher le déterminisme de la distribution des espèces arborées, grâce à cette seconde matrice, quantitative, constituée de 2 100 données.

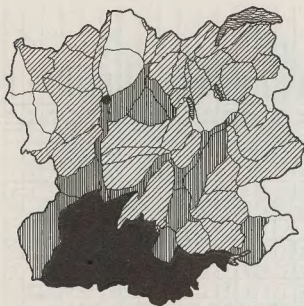
DISCUSSION PHYTOGÉOGRAPHIQUE

Le tableau 1 traduit ainsi la répartition des principales espèces arborées et forestières dans la région Rhône-Alpes; 4 cartes en sont tirées, concernant 2 feuillus et 2 résineux représentatifs (1). Les diverses espèces appellent les commentaires suivants.

Le charme *Carpinus betulus* L. est quasi absent au sud du 45° parallèle et dans les Alpes internes; même dans les districts septentrionaux de faible altitude où sa présence est notable (Ile Crémieu, Bas-Bugey), le charme est plutôt charmille, et la chênaie à charme une formation rare.

(1) Dans l'Atlas Ornithologique figurent non seulement les cartes de répartition de 12 arbres, mais celles relatives à 10 paramètres écologiques.

CHENE PUBESCENT



HETRE



PIN A CROCHET



MELEZE



0 50 km

Echelle :

FIG. 1. — Répartition géographique de 4 arbres rhône-alpins.
Erratum : le pin à crochet est présent (rare) en Tarentaise.
 Il devrait être représenté par les hachures obliques.

Globalement, le chêne pédonculé *Quercus pedunculata* Ehr. (= *Q. robur* L.) est moins commun que le chêne sessile *Q. sessiliflora* Salisb. (= *Q. petraea* (Matt.) Liebl.); on le trouve surtout dans les districts à sols humides et frais, comme la Dombes, la Plaine du Forez, le Bas-Dauphiné, le plateau de Chambarran. Comme le premier, le chêne sessile voit son importance diminuer du nord-ouest au sud-est de la région, compte tenu des gradients pluviométriques et thermiques, et de l'augmentation du relief. Cette espèce est en effet l'essence climacique typique sur sols drainés de l'étage planitiaire-collinéen, dans la partie médio-européenne de notre région.

Le chêne pubescent *Q. pubescens* Willd. (= *Q. lanuginosa* Thuill.), espèce « laté-méditerranéenne » (2), se présente fort logiquement en position intermédiaire entre les deux chênes médio-européens et le chêne vert; on notera sa bonne présence en Bas-Bugey et dans l'Île Crémieu, où il bénéficie des avantages xéro-thermiques conférés par le substrat calcaire.

Le chêne vert *Q. ilex* L. se restreint évidemment à la partie méditerranéenne de notre région, qu'il peut même servir à caractériser (hors stations marginales isolées). Il y a une excellente corrélation entre la carte de ce chêne et celle des températures moyennes de juillet, tandis que 6 des 7 districts intéressés ont un indice pluvio-thermique de juillet ($P_{mm}/t^{\circ}C$) inférieur à 3; de plus, les 4 districts (Basse-Ardèche, Basse-Vallée du Rhône, Tricastin et Baronnies) où cet indice tombe en-dessous de 2 — l'une des limites classiquement reconnues au biome méditerranéen (voir p. ex. GAUSSEN, 1968) — connaissent le chêne vert aux niveaux 3 ou 2 (3).

Le chatagnier *Castanea sativa* Mill. trouve sa plus belle expression en Ardèche siliceuse et, d'une manière générale, dans la bordure orientale du Massif central; mais il franchit aussi le Rhône (en Isère)

à la faveur de terrains (acides) ou d'expositions (chaudes) localement favorables.

L'abondance du hêtre *Fagus sylvatica* L. dans tout l'Arc préalpin est remarquable, mais cette essence montagnarde plutôt hygrophile est également présente dans le Jura et le Massif central, bien plus faiblement dans les Alpes internes; et ce n'est que dans l'extrême nord de la région (Bresse...) que le hêtre apparaît chez nous à basse altitude.

D'écologie proche du hêtre, le sapin *Abies pectinata* D. C. (= *Abies alba* Mill.) a une distribution très comparable, restreinte à l'étage montagnard; il est plus commun néanmoins dans les Alpes internes, ainsi que dans les départements du Rhône (au nord) et de la Loire (Pilat...).

L'épicéa *Picea excelsa* Link. (= *P. abies* Karst.) est l'essence ayant ici subi la plus forte influence humaine, en sa faveur très généralement: on rappellera en effet que les peuplements « indigènes » ne dépassent pas à l'ouest la Vallée du Rhône. Les plus fortes densités naturelles se situent dans le Jura et les Alpes du Nord, vraisemblablement en liaison avec la pluviosité et les températures estivales, de type continental. On signalera en passant l'importance des boisements artificiels de « sapin » de Douglas *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (= *P. douglasii* Carr.) dans le nord du département du Rhône.

Bien qu'il soit naturellement présent de part et d'autre du couloir rhodanien, nous resterons également discret sur le pin sylvestre *Pinus sylvestris* L., essence montagnarde (faciès thermo-héliophile) dont la répartition a été étendue — notamment à de plus basses altitudes — par le fait de l'homme. Le pin sylvestre est commun dans le Massif central, plus rare par contre dans les Alpes du Nord et, bien entendu, en plaine. Dans les Préalpes du Sud, il est relayé par le pin noir d'Autriche *Pinus nigra* Arn. subsp. *nigricans* Host., espèce calcicole introduite par le forestier.

Le pin à crochet *P. uncinata* Mill. (= *P. montana* Dur. var. *arborea* Tubeuf), essence subalpine (4)

(4) Montagnarde en Maurienne, sur adrets calcaires, en suite de conditions édaphiques particulières (voir BARTOLI, 1966).

(2) Nous préférons ce qualificatif à ceux de sub-méditerranéen, inexact en altitude comme en latitude, et de circum-méditerranéen, géographiquement incorrect pour cette espèce.

(3) A notre connaissance, outre la station tout récemment retrouvée de la côte sud de la Dombes, le point le plus septentrional atteint par le chêne vert est la vallée du Doux, rive droite du Rhône, par 50,08 Gr de latitude nord.

typique, est notable dans les Alpes (Préalpes et Alpes internes) du Dauphiné, moins commun ailleurs; on notera sa présence aux horizons supérieurs du Jura méridional (Crêt de la Neige) et, comme les 3 espèces qui suivent, son absence de l'ensemble de la partie rhônalpine du Massif central.

L'aune vert *Alnus viridis* Chaix se restreint à l'étage subalpin et, corrélativement, aux Alpes, plus commun dans les « grandes » Alpes que dans les Préalpes. Les cartes du pin arole, ou cembro (*P. cembra* L.), et du mélèze (*Larix europaea* D. C. = *L. decidua* Mill.) sont étroitement apparentées, avec présence rare dans les Préalpes, et dans les Alpes du Nord; ces deux essences appartiennent à la même série climacique subalpine, notamment à travers l'association du *Rhodoreto-Vaccinietum cembretosum*, ou celle du *Larici-Cembretum* (voir BARTOLI, 1966).

Signalons, à propos de certains des espèces ici mentionnées, que des cartes de répartition en ont été fournies par divers auteurs, scientifiques ou forestiers. OZENDA (1966) cite aussi les travaux de LEROY, de FOURCHY et de TONNAL, respectivement consacrés au hêtre, au mélèze et à l'arole; ou encore la répartition de l'épicéa tirée de la Carte du Tapis végétal de la France. D'une moindre résolution, notre cartographie *discontinue* par districts nous permettra d'interpréter la répartition des essences en fonction des paramètres de milieu, ceux-ci étant formulés selon le même principe.

DISCUSSION ÉCOLOGIQUE

En livrant la répartition géographique des 12 (14) essences ligneuses étudiées, nous avons certes fourni quelques indications d'ordre écologique justifiant leur présence (ou leur absence) locale, compte tenu des exigences et des réalités d'ordre climatique et/ou édaphique. Mais il s'est agi là d'un traitement bien classique, assez subjectif et qualitatif, que nous avons tenté d'asseoir de manière plus rationnelle.

Il ne s'agit pas, en effet, de décaler ici des relations que maints botanistes ont su reconnaître

avant nous sur le terrain (voir p. ex. MAGNIN, 1886), mais d'établir une méthodologie empruntant aux techniques modernes du traitement de données (voir p. ex. BOUROCHE et SAPORTA, 1978) le caractère objectif et quantitatif qui doit marquer toute expression scientifique, même pour les disciplines biologiques et écologiques. Nous avons utilisé à cet effet une technique d'analyse multivariée, l'Analyse Factorielle des Correspondances (A.F.C.) (voir BENZECRI, 1973), suivie d'une recherche de corrélations entre les valeurs factorielles obtenues et les paramètres de milieu attachés aux divers districts naturels.

1. PRINCIPE ET RÉSULTATS DE L'A.F.C.

Une image simplifiée permet de saisir le principe de la démarche : de même qu'il est possible, à partir d'un nuage de points coplanaires, de tracer la droite moyenne optimisant les interrelations ponctuelles, de même est-il possible de traduire les interrelations des n rangées et des p colonnes d'une matrice dans un espace à q dimensions, l'hypervolume correspondant se voyant projeté sur des axes successifs, dits *factoriels*, porteurs d'une fraction décroissante de l'information globale.

Dans le cas présent, nous pourrions ainsi juger de la parenté des 60 districts à travers les 12 (14) caractères que constituent les arbres étudiés; mais la relation inverse est accessible, par laquelle les affinités des espèces végétales sont jugées à partir de leur distribution dans les districts, à relier aux divers paramètres écologiques attachés à ceux-ci.

Le tableau 2 donne les coordonnées des 12 principaux arbres sur les 4 premiers axes factoriels de l'analyse; trop volumineux pour être reproduit ici, le tableau analogue relatif aux 60 districts est conservé au Laboratoire de Biologie végétale de l'Université Lyon-I (5). Un autre traitement a permis d'obtenir les valeurs homologues pour une matrice 60×14 comportant le pin sylvestre et l'épicéa.

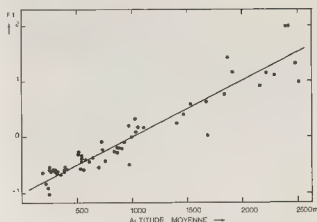
(5) Calculs effectués au Centre Inter-Universitaire de Calcul Lyon-Saint-Etienne, sur programme fourni par le Laboratoire de Biométrie de l'Université Lyon I, où a été déposé le « listing » issu de l'ordinateur.

TABLEAU 2

Coordonnées factorielles des arbres

(matrice 12 × 60; les valeurs extrêmes sont soulignées).

Espèce	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄
Aulne vert	+ 1,300	+ 0,091	- 0,175	+ 0,063
Charme	- 0,535	- 0,527	- 0,305	+ 0,290
Chêne vert	- 1,116	+ 3,122	- 0,055	+ 0,321
Chêne pubescent	- 0,331	+ 0,554	- 0,063	- 0,008
Chêne sessile	- 0,403	- 0,283	- 0,220	- 0,052
Chêne pédonculé	- 0,568	- 0,468	- 0,567	+ 0,258
Chataignier	- 0,456	- 0,074	+ 0,092	- 0,966
Hêtre	+ 0,024	- 0,132	+ 0,559	+ 0,166
Sapin	+ 0,224	- 0,158	+ 0,572	+ 0,017
Pin à crochet	+ 0,959	- 0,003	+ 0,351	+ 0,323
Pin arale	+ 1,712	+ 0,254	- 0,580	- 0,147
Mélèze	+ 1,748	+ 0,352	- 0,671	- 0,195

FIG. 2. — Relation $F_1 \leftrightarrow$ Côte moyenne des districts ($F_1 = + 0,001$ (Côte moyenne) - 1,008, 60 points).1.1. Interprétation de l'axe F_1

Avec une corrélation canonique égale à 0,699, F_1 porte 37,3 % de l'information globale. Il s'agit de trouver une éventuelle signification biologique à cet axe — comme à tout autre —, ce qui s'atteindra par deux approches complémentaires : (i) empiriquement, en considérant les « qualités » des représentants extrêmes de la distribution, arbres ou districts; (ii) plus rationnellement, en recherchant les corrélations pouvant exister entre les ordonnées des districts selon F_0 et les paramètres écologiques déterminés dans les mêmes districts.

Dans le premier cas, nous constatons que chez les arbres, le chêne vert et le chêne pédonculé s'opposent sur F_1 à l'arale et au mélèze; chez les districts, il s'agit du Tricastin et de la plaine du Forez d'une part, du Queyras et du Briançonnais de l'autre. L'idée que F_1 traduise ici les effets de l'altitude est donc *a priori* recevable, à laquelle l'analyse de corrélation vient en effet apporter son appui : de tous les paramètres retenus, c'est en effet avec la cote maximale du district que la valeur de F_1 présente la plus forte liaison linéaire [$r = + 0,902$ (6), soit un risque sta-

tistique p nettement inférieur à 1 pour mille (6,7)]; la figure 2 illustre le propos.

Mais l'altitude n'est pas en elle-même un facteur écologique, et la relation ne saurait être qu'indirecte, par exemple à travers la température ou les précipitations, dont on sait qu'elles varient avec ce paramètre; il semble par contre exclu que l'altitude puisse agir sur les végétaux par le biais de la pression partielle en oxygène ou en gaz carbonique.

Effectivement, une corrélation très élevée est observée entre F_1 et la température minimale de janvier ($r = - 0,812$) ou celle de juillet ($r = - 0,821$), supérieure à celles observées pour les maximums correspondants ($r = - 0,606$ et $- 0,724$ respectivement). La liaison avec la pluviométrie est par contre à écarter formellement, les coefficients de corrélation étant compris entre 0 et 0,26 seulement pour les précipitations de janvier, de juillet ou le nombre de jours de pluie.

La température doit donc jouer ici le rôle de facteur limitant « par le bas », soit en hiver (gel...), soit en été (ralentissement du métabolisme et de la croissance). Une relation du même ordre ($r =$

(6) Calcul effectué à partir des valeurs F de la matrice 60 districts $\times$ 14 arbres; à partir de la matrice 60 $\times$ 12, « épurée » du pin sylvestre et de l'épicéa, la relation est encore plus forte, avec $r = + 0,950$.

(7) Signalons que pour 60 couples de variables (59 degrés de liberté), les valeurs-seuils des coefficients de corrélation r sont liées comme suit au risque statistique p : $p = 5\%$ pour $r = 0,232$; $p = 1\%$ pour $r = 0,327$; $p = 1\%$ pour $r = 0,411$.

+ 0,823) existe d'ailleurs entre F_1 et le nombre de jours de neige au sol, c'est-à-dire, par complémentarité, avec la durée de la période de déneigement, classiquement considérée comme déterminante pour l'activité des végétaux en montagne.

Mais qu'il s'agisse globalement de la *sévérité de la période hivernale* (et, corrélativement, de la brièveté de la période de végétation) est précisé par la relation — meilleure encore, puisque $r = +0,864$ — existant entre les ordonnées sur F_1 et le nombre de jours de gel; la figure 3 illustre le propos (tracée avec les valeurs F_1 tirées de la matrice 60×12).

Une recherche de régression multiple permet d'améliorer la relation entre F_1 et des paramètres de milieu: de 0,902, le coefficient de corrélation passe à 0,938 en prenant en compte cotes maximales *et moyenne*, et même à 0,950 avec la triade Cote moyenne + % Surfaces supérieures à 1 500 m + Importance des résineux.

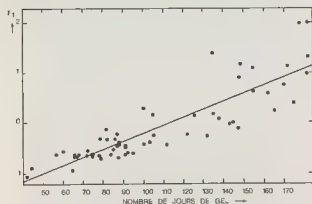


FIG. 3. — Relation $F_1 \leftrightarrow$ Nombre de jours de gel ($F_1 = +0,0158$ (jours de gel) — 1,779; 60 points).

1.2. Interprétation de l'axe F_2 .

Ce facteur oppose le charme et le chêne pédonculé d'une part, au chêne pubescent et au chêne vert de l'autre; ou bien encore la plaine du Forez et la Bresse à la Basse-Ardèche et au Tricastin.

C'est à la *latitude* que l'on songe cette fois, grandeur reliée à F_2 avec $r = -0,675$ (8). F_2 porte encore 26,4 % de l'information globale, avec une corrélation canonique de 0,588.

Plus qu'à la température (les coefficients de corrélation de F_2 avec les minimums et les maximums de janvier et de juillet se situent entre 0,14 et 0,41 seulement), c'est à l'ensoleillement ou, corrélativement, au nombre de jours de pluie que l'on peut s'adresser, avec des corrélations de coefficients respectifs +0,730 et -0,719; ces deux paramètres sont eux-mêmes évidemment corrélés négativement ($r = -0,790$) (figures 4 et 5). On note la position

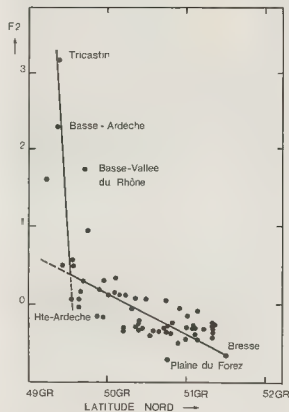


FIG. 4. — Relation $F_2 \leftrightarrow$ latitude ($F_2 = -0,364$ (latitude) + 18,26; 56 points).

(8) r vient à -0,763 si nous écartons les 4 districts les plus méridionaux. Cette amélioration de la liaison statistique tient sans doute au fait que les 4 districts en cause nous permettent d'observer la discontinuité des deux biomes médio-européen et méditerranéen (voir figures 4 et 5).

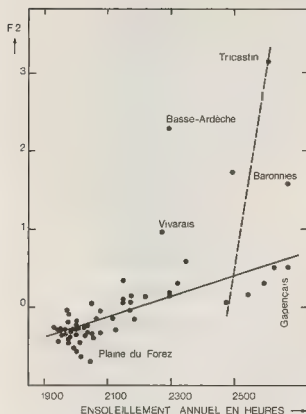


FIG. 5. — Relation $F_2 \leftrightarrow$ Ensoleillement annuel ($F_2 = +0,0013$ (Heures ensoleil.) $\rightarrow$ 2,866; 56 points)

particulière des districts méditerranéens (cf. note intrapaginale (8)). F_2 traduit donc l'influence du facteur lumière, ce qui permet encore d'évoquer le phénomène de croissance par le biais de la photosynthèse.

De 0,730, le coefficient de corrélation passe à 0,789 en combinant Ensoleillement et Cote moyenne, et à 0,833 en y ajoutant la Pression touristique : il y a évidemment redondance statistique et causale...

1.3. Interprétation de l'axe F_3 .

L'axe F_3 oppose le hêtre et le sapin d'une part, à l'arole et au mélèze, ce qui paraît clair; et encore le Haut-Diois et les Monts de la Madeleine au Briançonnais et au Rhône-Bourget, ce qui l'est pro-

bablement moins. Notons d'ailleurs que F_3 ne porte plus que 12,6 % de l'information, avec une corrélation canonique de 0,407.

De fait, plusieurs relations sont décelables :

— F_3 est corrélé à l'importance de l'étage montagnard (8 % des Surfaces occupées par la tranche d'altitude 800-1 500 m; $r = +0,700$), dont on sait qu'il est particulièrement bien représenté dans les Préalpes (9);

— F_3 est corrélé négativement à l'importance de l'étage planitiaire (altitude inférieure à 400 m; $r = -0,619$), celle des pentes nulles à faible (plaines; $r = -0,601$), celles des milieux herbacés non permanents (= cultures; $r = -0,543$) et à la pression agricole moderne ($r = -0,517$). Dans une certaine mesure, F_3 (matrice 14×60) reflète donc en partie les influences et la présence humaine, mais la structure de cet ensemble de données est complexe.

De 0,700, le coefficient de corrélation de F_3 passe à 0,813 en combinant Cote moyenne et % des surfaces d'altitude inférieure à 400 m, et à 0,857 en y ajoutant le % des surfaces comprises entre 800 et 1 500 m.

1.4. Interprétation de l'axe F_4 .

Quant à F_4 , qui porte 7,7 % seulement de l'information globale (corrélation canonique 0,318), il oppose le pin à crochet et le chêne vert d'une part, au mélèze et au chataignier de l'autre, et présente une nette corrélation avec la présence de calcaire ($F_4 = +0,15 \pm 0,30$ pour les districts calcaires; $F_4 = -0,15 \pm 0,30$ pour les districts non-calcaires; la différence est significative).

Les principaux paramètres déterminants ayant ainsi été mis en évidence, il devient licite de tracer pour chacun d'entre eux le « profil écologique » des diverses espèces arborées; les figures 6 et 7

(9) Ce qui explique sans doute, d'une part une certaine liaison avec la pluviosité annuelle ($r = +0,497$), d'autre part avec la présence du calcaire ($F_4 = +0,06 \pm 0,43$ pour les 30 districts calcaires; $F_4 = -0,18 \pm 0,44$ pour les 30 districts non-calcaires; différence significative au seuil de risque 6 %). Calcaire et pluies annuelles n'ont pourtant entre eux qu'une liaison assez faible ($r = +0,396$).

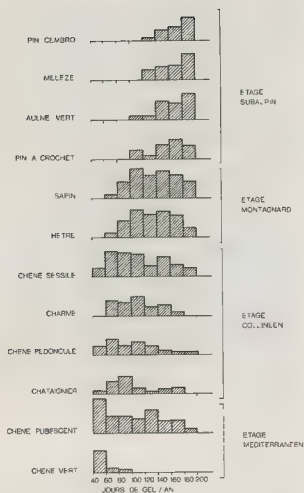


Fig. 6. — Profil écologique des arbres en fonction du paramètre « Nombre de jours de gel/an » (F_1).

illustrent cette possibilité en ce qui concerne le nombre annuel de jours de gel (cf. F_1) et celui d'heures d'ensoleillement (cf. F_2). La fréquence relative des espèces est portée en ordonnées pour différentes classes de variables.

2. UTILISATION SYNTHÉTIQUE DE L'A.F.C.

Quelque instructives que puissent être les corrélations qui viennent d'être mises en évidence, elles ne présentent qu'un intérêt relativement analytique, alors que l'analyse multivariée autorise des conclu-

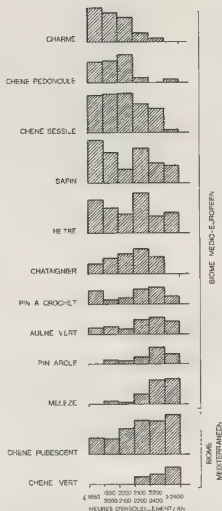


Fig. 7. — Profil écologique des arbres en fonction du paramètre « Ensoleillement annuel » (F_2).

sions bien plus synthétiques. En particulier, la représentation des 60 points-districts et/ou des 12 (14) points-arbres dans un plan F_1 - F_2 (qui, avec des corrélations canoniques élevées, porte près des deux tiers de l'information globale) amène à d'intéressantes conclusions.

2.1. Représentation F_1 - F_2 des arbres.

La figure 8 porte en ordonnée F_1 , c'est-à-dire l'altitude en tant que facteur thermique (froid), et

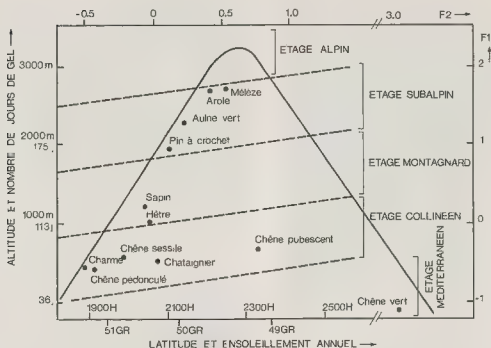


Fig. 8. — Position des points-arbres dans le plan factoriel 1-2.

en abscisse F_2 , c'est-à-dire la latitude en tant que facteur photique (ensoleillement). Du coup la répartition des points-arbres dans le plan factoriel reçoit une interprétation immédiate : celle de l'*étagement de la végétation*, selon y , tandis que les valeurs de x opposent les ubacs et les régions nord-ouest d'une part, aux adrets et régions sud-est de l'autre, ce que l'on peut regrouper sous le terme d'*effets de versants*.

En utilisant « le calage » fourni par les précédentes analyses de corrélations, il est même possible de tracer la délimitation des étages de délimitation et d'en noter la correspondance avec les valeurs climatiques; d'où la graduation en échelles multiples (altitude mais aussi nombre de jours de gel ou températures de janvier en ordonnées; latitude et heures d'ensoleillement ou nombre de jours de pluie en abscisses). D'après ces données, la hauteur moyenne d'un étage serait de l'ordre de 800 m (on admet classiquement plutôt 600 m), ou encore de $3,6^{\circ}\text{C}$ (on admet classiquement $3,3^{\circ}\text{C}$). En abscisses, on remarque qu'à la latitude de Livron ($49,75\text{ Gr.}$),

par laquelle on peut faire passer la limite de méditerranéité dans la Vallée du Rhône, l'étage de végétation correspondant apparaît à la cote 300 m, pour 2 240 heures d'ensoleillement.

De cette correspondance existant entre ordonnées factorielles et paramètres de milieu, on peut également déduire le « centre de gravité rhonalpin », sinon vraiment l'optimum écologique, des diverses espèces arborées; il va sans dire que ces données ont valeur *relative* plus qu'absolue. Le tableau 3 traduit cette démarche, à comparer à celle ayant présidé à l'établissement des profils écologiques des figures 6 et 7.

On notera la proximité, parfaitement justifiée aux yeux de l'écologiste et du phytosociologue, du hêtre et du sapin d'une part (cf. groupement de l'*Abieti-Fagetum*), de l'arole et du mélèze de l'autre (cf. ci-dessus, discussion phytogéographique). La position en ubac du même couple hêtre-sapin, ou bien encore de l'aulne vert, est également bien conforme à la réalité de terrain. Par ailleurs, à l'étage collinéen,

TABLEAU 3

Correspondance entre ordonnées factorielles des arbres et paramètres de milieu correspondants.

Espèce arborée	Nombre de jours de gel	Températures minimales de janvier	Heures d'ensoleillement	Nombre de jours de pluie(*)
Aulne vert	195 jours	-10,6°C	2180 h	131 jours
Charme	79 jours	-1,7°C	1900 h	161 jours
Chêne vert	42 jours	+1,1°C	2600 h	87 jours
Chêne pubescent	92 jours	-2,7°C	2400 h	109 jours
Chêne sessile	87 jours	-2,4°C	2010 h	149 jours
Chêne pédonculé	77 jours	-1,6°C	1925 h	158 jours
Châtaignier	84 jours	-2,1°C	2100 h	139 jours
Hêtre	114 jours	-4,4°C	2080 h	142 jours
Sapin	127 jours	-5,4°C	2060 h	143 jours
Pin à crochet	174 jours	-8,9°C	2140 h	136 jours
Pin arle	221 jours	-12,5°C	2260 h	123 jours
Mélèze	224 jours	-12,7°C	2310 h	119 jours

(*) La complémentarité à 365 avec les jours ensoleillés est obtenue en décomptant ceux-ci pour 9 h 20 mn d'insolation.

non seulement charme et chênes à feuilles caduques sont proches (cf. groupement du *Querceto-Carpinetum*), mais une belle gradation selon F_2 existe avec la séquence chêne pédonculé/chêne sessile/chêne pubescent/chêne vert. Enfin, si nous reportons, à titre de curiosité et avec les réserves signalées à propos de la végétation réelle, les positions (A.F.C. 14 arbres) de l'épicéa et du pin sylvestre, nous trouverions le premier à proximité du hêtre et du sapin, à la base de l'étage subalpin, le second non loin du chêne pubescent, à la frontière des étages collinéen et montagnard, sur le versant adret du diagramme.

2.2. Représentation F_1 - F_2 des districts.

Précédemment, nous jugions des affinités des espèces arborées à travers leur répartition dans les districts; inversement, nous éprouvons ici les affinités des districts à partir de la répartition des arbres. De l'écologie, nous revenons donc plutôt à la géographie: comment « voit-on » alors la région Rhône-Alpes ?

F_2 ayant valeur de gradient latitudinal, nous portons donc ce facteur en ordonnées, les valeurs négatives vers le haut, afin de nous conformer à la présentation méridienne habituelle de l'orientation nord-sud. De même, la région Rhône-Alpes présentant — en première approximation — un gradient positif d'altitude d'ouest en est, pouvons-nous figurer F_1 en abscisse, les valeurs négatives étant situées à la gauche du graphique. On obtient alors la figure 9 sur laquelle, par souci de clarté, n'ont été figurés que 18 districts, les 42 autres étant représentés globalement sous forme d'enveloppes: 8 districts de plaine, riches en eaux stagnantes, dont la Dombes

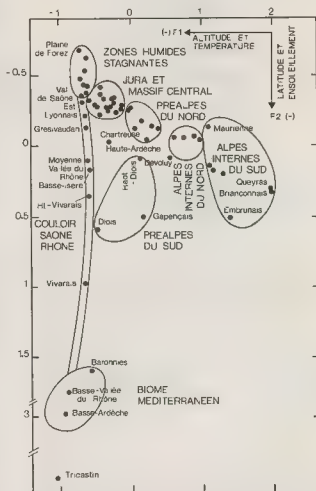


Fig. 9 — Position des points-districts dans le plan factoriel 1-2

et la plaine du Forez sont le type; 5 districts de plaines riches en eaux courantes dessinant en fait le Val de Saône et la Moyenne-Vallée du Rhône; dans son prolongement, trois districts de plaine méditerranéens ayant la Basse-Vallée du Rhône comme type.

Préalpes du Sud (4 districts) et Préalpes du Nord (6 districts) sont sensiblement alignées en longitude, mais la coupure latitudinale est nettement marquée, ce qui n'est pas pour surprendre le bioclimatologue. Plus à l'Est, il y a moins de différence à cet égard entre Alpes du Nord (4 districts) et Alpes du Sud (7 districts, dont l'Oisans est le type); le Dévoluy se place en position de lisière entre Préalpes et Grandes Alpes méridionales.

Au Centre-Nord du graphique, si la présence de l'enveloppe-Jura (7 districts, dont le Bugey figure comme type), non loin des Préalpes du Nord, elles aussi calcaires, est parfaitement conforme à la géographie, celle du Massif central septentrional (6 districts, du Beaujolais-Nord aux Monts du Forez) est plus surprenante a priori. Nous avons là un effet de second ordre de notre assimilation F_2 — altitude-longitude : de part et d'autre de la Vallée du Rhône, les deux sous-ensembles, s'ils n'ont pas la même roche-mère, n'en situent pas moins l'essentiel de leurs surfaces dans le même étage montagnard, avec le hêtre et le sapin (voire l'épicéa et le pin sylvestre) comme principales essences : d'où le « repliement » selon F_1 d'une partie du Massif central sur les districts montagneux du Centre-Nord de notre région; la prise en compte de F_4 rendrait évidemment à nouveau distincts ces deux groupes de districts.

De plus, les valeurs des corrélations canoniques attachées à F_1 et à F_2 étant élevées, il devient licite de superposer sur le même graphe les points-arbres et les points-districts, les essences caractéristiques de certaines régions venant se placer sensiblement à proximité de celles-ci. Ainsi, comme implicitement noté ci-dessus, hêtre et sapin sont la clef de l'ensemble Jura-Massif central et Préalpes du Nord, tandis que le charme et le chêne pédonculé spécifient les districts de plaine, dont les zones humides. Le pin à crochet est à l'articulation des Préalpes et des

Alpes internes du Nord; quant à l'arole et au mélèze, ils qualifient sans ambiguïté l'ensemble des Alpes internes méridionales (figure 10). Non loin des Préalpes du Sud, le chêne pubescent apparaît comme l'essence-type de la Vallée du Rhône et de ses annexes, alors que le chêne vert tient le même rôle pour les districts rhodanpins du biome méditerranéen.

Ainsi, de même que l'analyse des arbres seuls (cf. figure 9) faisait apparaître de manière « automatique » la notion d'étages de végétation, de même sommes-nous en droit d'évoquer ici la notion de *série climacique*, chaque essence arborée apparaissant comme le chef de file de la série de l'étage majeur du district considéré : chêne pédonculé pour l'étage planitiaire de la Dombes, hêtre pour l'étage montagnard (faciès humide) du Pilat ou de la Char-

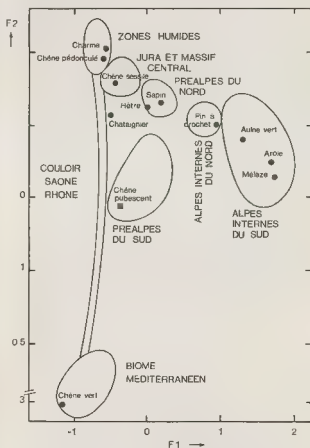


FIG. 10. — Position des arbres et de districts dans le plan factoriel 1-2

treuse, mélèze pour le subalpin du Queyras, chêne vert pour le méditerranéen de la Basse-Vallée du Rhône...

A ce degré, l'analyse et la synthèse se rejoignent pour une compréhension à la fois biogéographique et écologique du terroir et de sa végétation : l'arbre est bien un *indicateur* accessible de son milieu.

CONCLUSIONS

Le présent travail a donc permis de souligner à quel point les espèces arborées (ou les *groupements* d'espèces arborées : chêne et charme, hêtre et sapin, arole et mélèze) peuvent refléter, donc caractériser, leur milieu climatique et édaphique. Cette étude a permis également de dégager et hiérarchiser les paramètres actifs de ce milieu : sévérité de la période hivernale, puis ensoleillement annuel, puis action anthropique et nature du substrat.

A ce niveau toutefois, même s'il offre une vision objective et synthétique — donc doublement pédagogique — des relations arbres/environnement, ce travail ne prétend pas avoir innové quant aux résultats proprement dits, précédemment assurés par les travaux de nombreux phytogéographes et phytocologistes classiques, néanmoins souvent « ignorants » des méthodes modernes du traitement des données. L'éventuel intérêt de cette étude est autre, et se situe au *plan méthodologique*; deux remarques semblent possibles à cet égard :

— alors que l'entité géographique de base choisie pour ce travail est le *district naturel* (où la notion d'étage n'est qu'implicite, même si elle a souvent servi à la délimitation de ces districts : la Dombes s'inscrit dans un seul étage bioclimatique, mais il n'en est pas de même de la Maurienne), un gain d'un échelon est obtenu avec l'apparition de la notion d'*étage bioclimatique*;

— alors que les paramètres de milieu sont présentés de manière plutôt statique, il est assez remarquable de voir apparaître comme déterminantes des variables aussi nuancées — proprement éco-physio-

logiques —, que la durée de la mauvaise saison, ou celle de l'ensoleillement annuel.

L'origine d'un tel « pouvoir de résolution » est sans doute double : non seulement elle conforte a posteriori la validité de la notion de district naturel (qui « colle » certainement mieux au terrain qu'un quadrillage *a priori*; voir CARTAN, 1978), mais elle confirme la puissance de l'outil statistique lorsqu'il traite un matériel biologique suffisamment volumineux. Du coup le biogéographe parvient à un niveau de jugement littéralement écologique, puisque le constat va jusqu'à l'interprétation des mécanismes mis en jeu dans les relations être vivant/milieu.

Est-il permis d'extrapoler de telles remarques ? On peut, semble-t-il, raisonnablement penser que l'étude phytogéographique de terroirs ignorés (ce qui n'est certes plus le cas sous nos latitudes) puisse utilement s'appuyer sur un inventaire botanique et climatique relativement sommaire, permettant néanmoins d'accéder à des conclusions dignes d'intérêt avec un « rendement » auquel ne peuvent prétendre les démarches analytiques traditionnelles.

BIBLIOGRAPHIE

- BARTOLI (Ch.), 1966. — Etudes écologiques sur les associations forestières de la Haute-Maurienne. *Ann. Sci. Forest.*, XXIII, 321 p.
- BENZECCI (J.P.), 1973. — L'analyse des données. T. II, L'Analyse des correspondances. Dunod Edit., Paris.
- BOUROCHE (J.M.) et SAPORTA (G.), 1978. — L'analyse des données. *Pour la Science*, 5, 23-35.
- CARTAN (M.), 1978. — Inventaires et Cartographies de répartitions d'espèces. Faune et Flore. C.N.R.S. Edit., Paris, 127 + XIX p.
- C.O.R.A. (Centre Ornithologique Rhône-Alpes), 1977. — Atlas Ornithologique Rhône-Alpes. C.O.R.A. et C.R.D.P. Edit., Lyon, 354 p.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Cl.), 1978. — Analyse d'ouvrages. Atlas Ornithologique Rhône-Alpes. *Bull. Ecol.*, 2, 82.
- GAUSSEN (H.), 1968. — Le Climat méditerranéen, in *Encyclopaedia Universalis*, 10, 745-748.

- LONG (G.), 1969. — Conceptions générales sur la cartographie biogéographique intégrée de la végétation et son écologie. *Ann. Géogr.*, **78**, 257-285.
- MAGNIN (A.), 1886. — La végétation de la région lyonnaise et de la partie moyenne du Bassin du Rhône. *Georg. Edu.*, Lyon, 513 p. et 7 cartes.
- OZENDA (P.) *et coll.*, 1961-1979. — Docum. Cart. Végét. Alpes. *Lab. Biol. Végét. Univ. Grenoble I Edit.*

REMERCIEMENTS

Monsieur Philippe PIRAT a assuré la collecte des données climatiques dans le cadre d'un contrat avec le Comité Faune-Flore du Haut-Comité à l'Environnement (Appel d'offres : Espèces indicatrices; contrat n° 7198).

ETUDE D'UN PEUPLEMENT MIXTE D'*ORCHESTIA MONTAGUI* AUDOUIN ET D'*O. DEHAYESEI* AUDOUIN DANS LA BAIE DE BOU ISMAIL (ALGÉRIE)

par Max LOUIS

C.N.A.G. Laboratoire de Biologie Animale
B.P. 592 Pointe-à-Pitre cedex
Guadeloupe (Antilles)
U.S.T.L. Laboratoire d'Hydrobiologie

RÉSUMÉ

L'évolution d'un peuplement mixte d'*Orchestia montagui* et *O. dehayesei* a été suivie durant un cycle saisonnier dans la baie de Bou Ismail, à une cinquantaine de kilomètres à l'Ouest d'Alger, sur le littoral algérien.

Par l'analyse statistique, le cycle reproducteur et l'enchaînement des différentes cohortes ont pu être établis.

Des mécanismes de compétition interspécifique ont été mis en évidence sur plusieurs plans. Ces mécanismes se traduisent en général par une alternance des dominances d'une espèce sur l'autre, soit au niveau de l'activité reproductrice et de l'âge des femelles gestantes, soit au niveau de la fécondité, soit au niveau de la densité et de la biomasse des deux populations.

Ce balancement permanent entre les deux espèces témoigne de l'existence d'une forte compétition pour l'occupation du biotope.

SUMMARY

Study of a mixed population of *Orchestia montagui* and *O. dehayesei* in the bay of Bou Ismail (Algeria).

The evolution of a mixed population of *Orchestia montagui* and *O. dehayesei* has been studied during a seasonal cycle in the bay of Bou Ismail, at about fifty kilometers at the West of Alger on the algerian coast.

The reproduction cycle and the successive link between the different cohorts have been established through statistical analysis.

Mechanisms of interspecific competition were present on several plans. These mechanisms are in general characterized through the alternating domination of a specie above the other, either at the level of the reproduction activity and the age of the pregnant females, or at the level of the fecundity or at the level of the density and the biomass of both populations.

This continuous alternation between both species gives the evidence of a strong competition for the occupation of the biotope.

1. — INTRODUCTION

Les Amphipodes *Talitridae*, par leur cycle court et leur facilité d'échantillonnage, représentent un matériel de choix pour une étude d'évolution de peuplement.

Dans un travail antérieur, M. AMANIEU (1969) a rappelé que les *Orchestia gammarella* voyaient le flagellum de leur 2^e paire d'antennes augmenter d'un article après chaque mue. Cette particularité permettait ainsi de définir plusieurs stades au cours du développement post-embryonnaire, depuis les pre-

miers juvéniles jusqu'aux adultes capables de se reproduire.

M. LOUIS (1977) a mis en évidence le même phénomène chez d'autres espèces d'*Orchestia* (*O. mediterranea*, *O. montagui* et *O. platensis*), permettant ainsi de généraliser cette méthode de détermination de l'âge physiologique à divers *Talitridae* du genre *Orchestia*.

Grâce à ce critère d'âge, nous avons pu suivre l'évolution d'un peuplement mixte d'*O. montagui* et *O. dehayesei* dans la baie de Bou-Ismaïl sur le littoral algérien à 50 km à l'ouest d'Alger, durant un cycle saisonnier.

Ainsi, ces 2 espèces présentent à la naissance 4 articles au flagellum de leur 2^e paire d'antennes, puis atteignent l'âge adulte à partir de 14 articles chez *O. montagui* et 12 articles chez *O. dehayesei*. Ils sont alors capables de se reproduire.

2. — MÉTHODE D'ÉCHANTILLONNAGE

Les prélèvements ont été effectués tous les 15 jours environ pendant 12 mois consécutifs, du 14 septembre 1975 au 15 septembre 1976.

L'appareil utilisé (fig. 1) pour l'échantillonnage est constitué par un cadre en tôle galvanisée à bords tranchants, de 40 cm de long, 20 cm de large et 20 cm de haut, muni d'un couvercle en plexiglas et de 2 poignées permettant de l'enfoncer dans les laisses où vivent les *Orchestia*, jusqu'au sédiment sous-jacent. On maintient fermement le cadre en place et après avoir bien dégagé son pourtour, on y glisse dessous une plaque, également en tôle galvanisée, qui permet ainsi de récupérer les laisses et toute la tranche superficielle de sédiment, les *Orchestia* ne s'y enfonçant jamais très profondément.

Deux prélèvements sont effectués à chaque sortie, ce qui donne une surface échantillonnée de 0,16 m².

Le tout est ensuite transvasé dans un seau contenant du formol à 4 % et du rose bengale. Les deux espèces sont triées et séparées au laboratoire.

3. — STRUCTURE DES PEUPELEMENTS

3.1. POPULATION d'*Orchestia montagui*.

3.1.1. Identification des cohortes.

L'observation des histogrammes (fig. 2) montre souvent l'existence d'une population polymodale. 3 ou 4 modes peuvent être décelés tout au long de l'année.

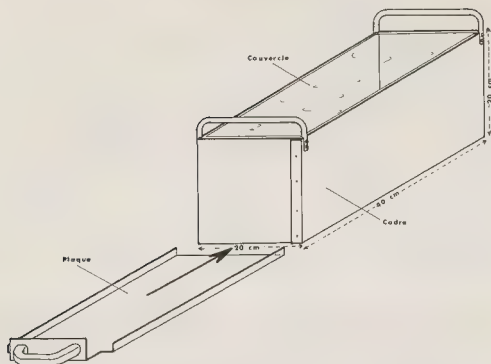
Le recrutement des nouveau-nés (4 articles) se fait par vagues successives dès la fin du mois de mai jusqu'à la mi-octobre, avec des pics plus ou moins importants.

L'analyse mathématique par la méthode de HARDING (1949) nous a permis d'isoler au sein d'une même population, diverses entités statistiques ou sous-populations. A un instant donné, chaque sous-population est caractérisée par sa moyenne d'âge, l'écart-type et le pourcentage de son effectif dans l'ensemble de la population considérée. Au cours du temps, étant donné l'allongement de l'intermue avec l'âge, des sous-populations distinctes dans les classes jeunes peuvent fusionner dans les classes âgées. Des considérations biologiques permettent généralement de regrouper ou d'interpréter diverses sous-populations comme constituant une même cohorte. De même que pour les sous-populations, des cohortes distinctes dans les classes jeunes peuvent fusionner dans les classes âgées.

Enfin, il est souvent possible de déceler une filiation directe entre deux cohortes données, généralement non consécutives. Dans ce cas, on est autorisé à parler de générations successives.

Ainsi, nous avons identifié chez *O. montagui* (tableau 1) 8 sous-populations numérotées de 1 à 8 durant la période d'échantillonnage. Il convenait alors de regrouper ces sous-populations en un certain nombre de cohortes.

En suivant sur ce tableau, selon un axe vertical, l'évolution chronologique des sous-populations, on est amené à considérer que les quatre sous-populations, 1, 2, 3 et 4 du 14 septembre 1975, ayant

FIG. 1. — Appareil utilisé pour l'échantillonnage des *Orchestia*

pour moyenne d'âge 17,0 - 15,3 - 8,5 et 4,0 correspondent respectivement aux quatre sous-populations 4,5, (6-7) et 8 du 15 septembre 1976 qui ont à peu près les mêmes moyennes à un an d'intervalle.

Ceci nous permet de regrouper les 8 sous-populations en trois grandes cohortes A, B et C.

Il faut signaler que les deux sous-populations 6 et 7 appelées encore ici cohortes B₁ et B₂ vont fusionner le 30 août 1976 pour former la cohorte B.

En définitive, les trois cohortes A, B et C se répartissent de la façon suivante :

— A : Constituée par la sous-population 5, puis par la 2, prend naissance le 27 mai et se maintient jusqu'au 9 janvier de l'année suivante. Ce qui représente une longévité de 7 mois.

— B : Issue de 6 (B₁) et de 7 (B₂), nées respectivement le 30 juin et le 15 juillet, qui vont fusionner le 30 août puis disparaître le 10 juin de l'année suivante. Ce qui correspond à une longévité de 12 mois.

— C : Constituée par la sous-population 8, puis la 4, puis la 1, prend naissance le 30 août et disparaît le 17 octobre de l'année suivante (après 14 mois), avec 19 à 20 articles au flagellum antennaire.

3.1.2. *Activité reproductrice.*

Le taux d'activité reproductrice ou encore le pourcentage de femelles gestantes par rapport à la totalité des femelles adultes a été suivi durant tout le cycle saisonnier (fig. 3).

L'activité reproductrice s'étend du 2 avril au 17 octobre. Elle est constituée par deux périodes bien distinctes, séparées par une phase de repos assez brève à la fin du mois d'août.

Durant la première période d'activité reproductrice, le taux de femelles gestantes augmente progressivement pour culminer autour de 50 % de la mi-juillet à la mi-août. L'âge modal des femelles



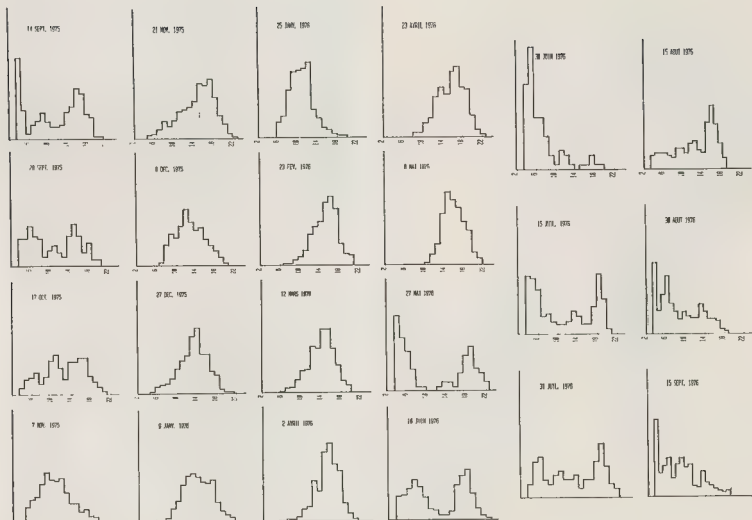


FIG. 2. — Histogrammes de répartition du nombre d'articles au flagellum de la deuxième paire d'antennes dans une population d'*O. montagu* durant un cycle saisonnier à Bou Ismail (Algérie)

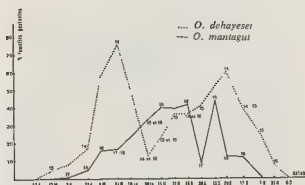


FIG. 3. — Variations du taux d'activité reproductrice (pourcentage de femelles gestantes par rapport à la totalité des femelles adultes à la date considérée). Les nombres indiquent l'âge modal des femelles gestantes.

gestantes à 17 articles le 2 avril, passe à 18 articles le 23 avril, puis redescend à 17 à la fin mai pour repasser à 18 en juillet.

Durant la deuxième période beaucoup plus brève que la première, les femelles gestantes restent jeunes. Leur âge modal passe de 15 articles à la mi-septembre, à 16 articles jusqu'à la fin octobre.

3.1.3. Interprétation du cycle reproducteur.

Compte tenu des variations du taux d'activité reproductrice et de l'étalement des différentes cohortes, le cycle des *O. montagui* peut s'établir de la façon suivante (fig. 4).

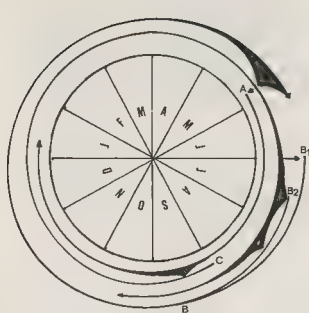
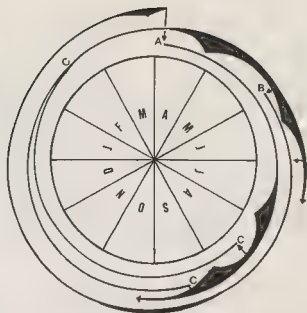
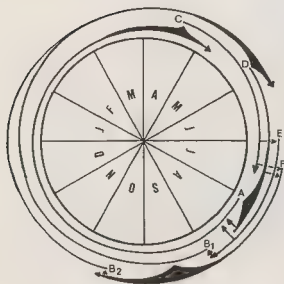
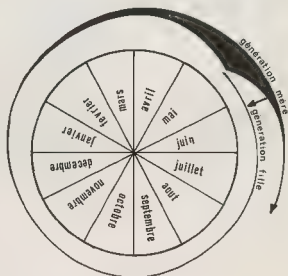
Cohortes	C			A			B			C			A			B ₁			B ₂			C			
Sous populations	1			2			3			4			5			6			7			8			
dates	m	σ	%	m	σ	%	m	σ	%	m	σ	%	m	σ	%	m	σ	%	m	σ	%	m	σ	%	
14 sept. 1975	17,0	1,6	2,9	15,3	1,8	49,9	8,5	1,4	20,5	4,0	1,0	26,7													
29 sept. 1975	17,9	0,7	11,0	14,6	1,0	29,0	11,0	1,2	14,8	5,8	1,8	45,0													
17 oct. 1975	19,0	1,1	3,9	15,5	1,6	42,0	10,5	1,3	33,8	6,0	1,9	20,2													
7 nov. 1975				15,4	1,5	16,3	11,6	1,1	23,4	8,1	2,0	60,3													
21 nov. 1975				16,1	1,8	64,5	11,5	1,1	21,7	7,9	1,8	13,7													
6 déc. 1975				15,9	1,8	27,9	12,1	1,1	45,5	8,7	1,1	26,6													
27 déc. 1975				16,4	1,6	14,2	12,6	2,0	77,6	7,0	1,1	8,2													
9 janv. 1976				16,1	1,9	38,6	11,9	1,7	58,0	8,4	1,8	3,4													
25 janv. 1976							12,3	2,8	22,7	9,1	1,8	77,3													
23 fév. 1976							15,0	2,0	87,1	10,6	1,8	12,9													
12 mars 1976							14,3	1,9	73,5	10,1	1,8	26,5													
2 avril 1976							14,6	1,6	83,1	11,3	1,9	16,9													
23 avril 1976							16,0	1,7	64,7	11,7	1,4	35,3													
8 mai 1976							17,5	1,7	9,5	14,2	1,7	90,5													
27 mai 1976							17,6	1,2	39,3	14,0	1,1	7,7	4,4	1,6	53,6										
10 juin 1976							16,3	1,4	43,2	13,4	1,0	6,8	6,3	1,9	50,0										
30 juin 1976										17,0	1,3	7,6	11,0	0,9	8,7	4,9	1,9	83,7							
15 juil. 1976										17,5	0,9	31,0	13,3	1,2	14,1	9,1	1,8	12,9	4,6	1,3	42,1				
31 juil. 1976										17,4	1,4	40,5	13,3	1,4	7,4	10,0	1,5	25,5	5,2	1,0	26,6				
15 août 1976										17,9	1,2	46,5	13,8	1,1	16,4	10,8	1,4	14,2	6,1	2,0	22,9				
30 août 1976										28,4	1,0	5,7	13,9	2,4	33,5				6,9	1,6	37,2*	4,0	1,0	23,6	
15 sept. 1976										20,3	1,8	4,5	15,3	1,4	14,2				10,4	1,5	32,8		5,0	2,0	48,5
* fusion des deux cohortes B ₁ et B ₂																									

* fusion des deux cohortes B₁ et B₂

TABLEAU 1

Répartition des différentes sous-populations d'*O. montagui* durant un cycle saisonnier.

Moyenne d'âge (m), écart-type (σ) et pourcentage (%) par rapport à la population totale à la date considérée.

*O. montagui* (ALGERIE)*O. montagui* (FRANCE)*O. dehayesei* (ALGERIE)

légende

FIG. 4. — Cycles reproducteurs des *Orchestia*

Le début de l'activité reproductrice en avril est assuré par les femelles âgées (17 puis 18 articles) de la cohorte B qui donnent naissance fin mai à la cohorte A, avant de disparaître le 10 juin. A est alors constituée de juvéniles.

La cohorte C prend le relai de la B et après deux pontes successives, fin juin et mi-juillet, donne naissance aux deux cohortes B₁ et B₂ qui vont fusionner plus tard en août pour ne former qu'une seule cohorte B.

Avant de disparaître à la mi-octobre, C a une dernière portée à la fin août qui constituera les premiers éléments d'une nouvelle cohorte C. Mais le gros de cette nouvelle cohorte C va être assuré fin septembre par les jeunes femelles de la cohorte A, nées fin mai et atteignant tout juste l'âge adulte (15 et 16 articles en moyenne au flagellum antennaire des femelles gestantes). Cette cohorte A ne franchira pas l'hiver et disparaîtra à la mi-janvier.

En définitive, les deux moitiés de la première période d'activité reproductrice définie précédemment sont assurées successivement par deux cohortes âgées B et C, nées successivement au début et à la fin de l'année précédente. Tandis que la deuxième période, au début de l'automne, est assurée par une cohorte jeune A, née au printemps de la même année et qui mourra en hiver à l'âge de 6 mois.

3.2. POPULATION d'*Orchestia dehayesii*.

3.2.1. Identification des cohortes.

Comme pour les *O. montagui*, nous avons identifié plusieurs cohortes à partir des dix sous-populations isolées également par la méthode de HARDING. Six grandes cohortes (A, B, C, D, E et F) ont été déterminées (tableau 2).

— A : Constituée par la sous-population 9, puis par la 2, prend naissance à la mi-juillet et disparaît le 8 mai de l'année suivante. Ce qui correspond à une longévité de 8 mois.

— B : Constituée par la sous-population 10 (B₁) née le 30 août, puis par la 3 et la 4 qui vont fusion-

ner le 23 février suivant pour disparaître le 10 juin (longévité maximum : 9 mois).

— C : Formée par la sous-population 5, est présente du 23 avril au 15 juillet de la même année (longévité : 3 mois).

— D : Formée par la sous-population 6, du 27 mai au 15 août de la même année (longévité : 3 mois).

— E : Constituée par la sous-population 7, du 30 juin au 30 août (longévité : 2 mois).

— F : Constituée par la sous-population 8, du 15 juillet au 15 septembre (longévité : 2 mois).

3.2.2. Activité reproductrice.

Ici aussi, l'activité reproductrice se divise en deux grandes périodes séparées par un repos bref le 30 juin.

— La première période qui s'étend du 12 mars au 30 juin passe par un maximum le 27 mai. Le taux d'activité reproductrice, alors voisin de 75 %, est beaucoup plus élevé que chez *O. montagui* (fig. 3).

Durant cette période, l'âge modal des femelles gestantes d'abord à 15 articles, régresse à 14 et s'y maintient jusqu'au 30 juin.

La deuxième période beaucoup plus étalée que la première, s'étend du 30 juin au 21 novembre, et est assurée au début par des femelles jeunes de 13 articles. Puis tout au long de cette période, on assiste à un va-et-vient de l'âge modal des femelles gestantes, entre 14 et 15 articles.

3.2.3. Cycle reproducteur (fig. 4).

La première période d'activité reproductrice est assurée par les deux cohortes âgées A et B, nées respectivement en été et en automne de l'année précédente. La cohorte A entre la première en activité, dès le mois de mars et donne naissance à la cohorte C le 23 avril, avant de disparaître le 8 mai. Puis, c'est au tour de la cohorte B de prendre la relève en mai pour donner naissance à la cohorte D.

TABLEAU 2

Répartition des différentes sous-populations d'O. dehayesei durant un cycle saisonnier.
Moyenne d'âge (m), écart-type (σ) et pourcentage (%) par rapport à la population totale à la date considérée.

Cohortes	F	A	B ₁	B ₂	C	D	E	F	A	B ₁
Sous populations	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
dates	m σ %	m σ %	m σ %	m σ %	m σ %	m σ %	m σ %	m σ %	m σ %	m σ %
14 sept. 1975	12,3 1,7 77,4	8,9 1,2 14,9	3,6 1,6 7,7							
29 sept. 1975	14,0 1,6 52,1	9,5 1,4 14,4	4,3 2,8 33,5							
17 oct. 1975	14,1 1,6 24,9	11,2 1,5 16,3	7,8 1,5 22,9	4,3 1,7 35,9						
7 nov. 1975		13,4 1,9 48,8	10,7 1,2 34,3	4,1 — 16,9						
21 nov. 1975		15,1 0,9 39,7	12,2 1,2 51,4	4,1 — 11,7						
6 déc. 1975		14,2 1,4 50,3	11,0 1,9 47,1	4,0 — 2,6						
27 déc. 1975		13,2 1,4 24,3	9,3 1,3 64,7	6,2 0,8 11,0						
9 janv. 1976		14,2 1,6 54,3	10,0 1,4 41,9	6,0 0,7 3,7						
25 janv. 1976		14,4 1,7 11,6	10,6 2,3 30,1	6,8 1,4 58,2						
23 févr. 1976		14,0 1,4 44,5	9,9 1,6 55,5*							
12 mars 1976		14,1 1,4 37,5	9,5 1,5 62,5							
2 avr. 1976		15,3 1,1 24,3	11,3 1,7 75,7							
23 avr. 1976		14,3 1,4 9,8	11,7 1,5 82,0	4,3 — 8,2						
8 mai 1976		16,2 0,7 4,2	12,8 1,3 80,7	4,0 — 15,1						
27 mai 1976			14,8 1,6 30,0	10,2 1,1 5,5	4,1 1,7 64,5					
10 juin 1976			13,6 2,0 11,0	9,2 2,2 38,8	6,2 1,7 50,2					
30 juin 1976				14,9 1,6 14,4	10,1 1,7 47,1	4,4 1,3 38,5				
15 juil. 1976				15,7 1,0 16,6	12,5 1,1 30,9	9,1 1,4 23,2	4 — 29,3			
31 juil. 1976					14,4 1,2 29,2	12,2 1,2 43,8	10,4 0,9 18,7	4,3 — 8,3		
15 août 1976					15,4 1,1 5,4	13,4 1,3 22,1	9,8 1,8 61,1	4,1 1,2 11,4		
30 août 1976						14,5 1,1 33,5	11,6 0,6 24,5	8,9 1,3 15,9	4 — 26,1	
15 sept. 1976							13,7 1,3 37,2	8,7 1,2 7,1	4 — 55,7	

Durant la deuxième période d'activité, ce sont les nouvelles femelles de C et de D qui vont se reproduire et donner naissance à E et à F en juillet.

A la fin du mois de juillet et au début du mois d'août, D et E donnent naissance à une nouvelle cohorte A. En septembre et en octobre, E et F donnent naissance à B.

Enfin, la cohorte A, née à la fin de juillet, a une activité en novembre, sa progéniture allant renforcer B.

Il faut signaler ici, qu'à l'inverse d'*O. montagui*, deux cohortes distinctes peuvent avoir leur activité reproductrice simultanément, mêlant leur progéniture qui constituera une seule cohorte. C'est ainsi qu'à la mi-juillet, les nouveau-nés constituant la cohorte F, proviennent à la fois de l'activité reproductrice de C et de D (on observe une distribution bimodale : 13 et 15 articles chez les femelles gestantes à cette date). Il en est de même, le 15 août, où D et E assurent en même temps l'arrivée de la nouvelle cohorte A.

3.3. CONCLUSION.

Chez les deux espèces étudiées, l'activité reproductrice se répartit sur deux périodes bien distinctes : la première printanière, assurée par des cohortes âgées nées durant l'année précédente et la deuxième, en général estivale et automnale, assurée par de jeunes femelles nées durant la première période et qui ne franchiront pas l'hiver.

Toutefois, il faut signaler que chez *O. montagui*, la première période d'activité est beaucoup plus longue que la deuxième, alors que chez *O. dehayesei* on assiste au phénomène inverse. De plus, le début de l'activité des *O. dehayesei* est plus précoce. Ces deux caractères entraînent un décalage des maximum d'activité reproductrice des deux espèces, bien visible sur la figure. Tout se passe comme si les *O. montagui* se dépêchaient de se reproduire pendant le repos qui sépare les deux périodes chez *O. dehayesei*.

Si on compare les cycles des *O. montagui* du littoral languedocien (M. LOUIS, 1977) et ceux du littoral algérien, bien que les études n'aient pas été faites en même temps, on peut constater une grande similitude dans l'enchaînement des cohortes. C'est ainsi que la cohorte A des deux stations, née au printemps, aura son activité reproductrice dans la même année, durant la deuxième période, avant de disparaître en hiver; tandis que les deux cohortes B et C, nées respectivement au début et à la fin de l'été, auront leur activité reproductrice au printemps de l'année suivante.

4. — FÉCONDITÉ

La fécondité — nombre d'embryons présents dans la cavité incubatrice de la femelle — a été étudiée durant toute la période d'activité reproductrice.

Contrairement à ce que nous avons observé chez les *Orchestia* du littoral languedocien (M. LOUIS, 1977), il n'a pas été possible d'établir une corrélation entre le nombre d'embryons portés et l'âge des femelles gestantes.

Pour chaque récolte, nous avons calculé la moyenne d'âge des femelles gestantes, ainsi que la fécondité moyenne de ces femelles (tableau 3).

Chez *O. montagui*, l'âge moyen des femelles gestantes oscille entre 16 et 18 articles et la fécondité entre 5 et 7 embryons, avec un pic de 10 embryons, le 15 septembre.

Chez *O. dehayesei*, l'âge moyen des femelles gestantes varie entre 14 et 16 articles et la fécondité entre 4 et 7 embryons.

Ces différentes valeurs portées sur un graphique (fig. 6) nous permettent de faire trois constatations importantes :

— Tout d'abord, chez les deux espèces, la fécondité chute à la fin de la période d'activité reproductrice (seulement 5,3 chez *O. montagui* le 17 octobre, et 3,8 chez *O. dehayesei*, le 21 novembre).

— Ensuite, quand on compare les évolutions respectives de l'âge moyen des femelles gestantes chez

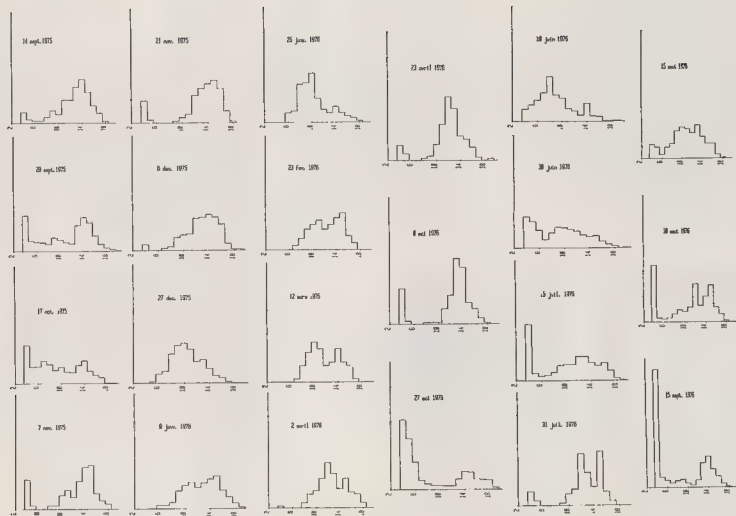


FIG 5. Histogrammes de répartition du nombre d'articles au flagellum de la deuxième paire d'antennes dans une population d'*O. dehayesi* durant un cycle saisonnier à Bou Ismail (Algérie).

TABLEAU 3

Variations annuelles de la fécondité chez *O. montagui* et *O. dehayesei*

m_1 et σ_1 : moyenne et écart type de l'âge physiologique en nombre d'articles de flagellum des femelles gestantes
 m_2 et σ_2 : moyenne et écart-type du nombre d'embryons portés.

Dates d'échantillonnage	<i>O. montagui</i>				<i>O. dehayesei</i>			
	m_1	σ_1	m_2	σ_2	m_1	σ_1	m_2	σ_2
2 avril	17	—	6,0	2,8	14,7	1,9	5,8	2,6
23 avril	18,2	1,3	7,0	4,0	14,0	1,1	4,7	2,3
8 mai	17,4	1,0	7,1	2,9	13,8	0,9	4,8	1,7
27 mai	17,5	0,6	6,8	1,9	14,4	1,0	6,4	2,2
10 juin	17,2	1,2	6,3	1,8	14,4	0,9	7,1	2,4
30 juin	17,0	1,4	5,0	2,8	15,0	0,9	7,9	3,3
15 juillet	17,7	0,8	7,2	3,0	15,1	1,6	5,9	2,3
31 juillet	18,0	1,2	8,0	2,6	14,6	1,4	5,5	2,1
15 août	17,9	0,7	6,8	2,1	14,7	1,3	6,4	3,2
30 août	17,0	0,8	6,3	1,7	14,8	0,9	6,9	3,9
15 septembre	16,7	1,4	10,1	4,9	14,1	1,1	6,6	3,1
29 septembre	16,6	1,6	7,0	3,0	14,3	1,0	6,4	2,9
17 octobre	16,4	2,1	5,3	2,8	14,3	1,3	6,8	2,7
7 novembre	—	—	—	—	14,9	1,3	6,9	2,7
21 novembre	—	—	—	—	15,6	1,1	3,8	1,9

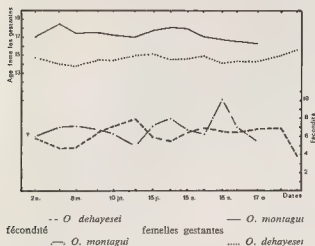


Fig. 6. — Evolution de la fécondité et de l'âge des femelles gestantes durant la période d'activité reproductrice.

les deux espèces, on constate que lorsque cet âge augmente chez *O. montagui*, il diminue chez *O. dehayesei* et vice versa.

— Enfin, les fécondités varient de la même façon que l'âge des femelles gestantes; quand celle des *O. montagui* augmente, celle des *O. dehayesei* diminue et vice versa.

Ces observations vont dans le même sens que celles faites précédemment concernant l'activité reproductrice.

Il y a donc un balancement permanent entre les deux espèces, traduisant une forte compétition pour l'occupation du biotope.

5. — DENSITÉ ET BIOMASSE

5.1. DENSITÉ (fig. 7).

En dehors de la période d'hiver (décembre à février) où l'effectif total reste faible et relativement stable, on observe des fluctuations importantes de la densité, avec un pic en novembre et 3 ou 4 pics successifs de mai à septembre.

Si on considère les densités partielles (par espèce), on voit qu'en général, lorsque celle des *O. montagui* augmente celle des *O. dehayesei* diminue et vice versa excepté entre le 15 juillet et le 15 septembre, où les variations des deux espèces vont dans le même sens.

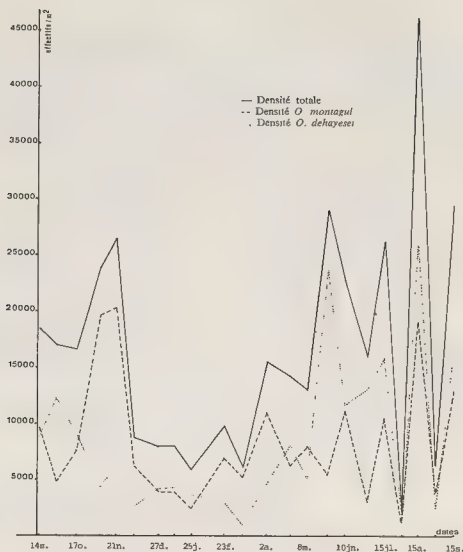


FIG. 7. — Densités (effectifs/m²) d'*Orchestia* durant un cycle saisonnier.

5.2. BIOMASSE (fig. 8).

La biomasse totale varie de la même façon que la densité totale.

Pour les biomasses partielles, les variations se font plutôt dans le même sens pour les deux espèces, sauf entre le 14 septembre 1975 et le 7 novembre 1975 et entre le 23 avril 1976 et le 10 juin 1976, où elles s'inversent.

5.3. CONCLUSION.

Ici encore, on constate le même phénomène de balancement entre les deux espèces, notamment pour les densités.

Toutefois, il n'y a pas que des mécanismes de compétition interspécifique qui entrent en jeu. On observe également des migrations surtout durant la période d'été, où la chute importante des densités

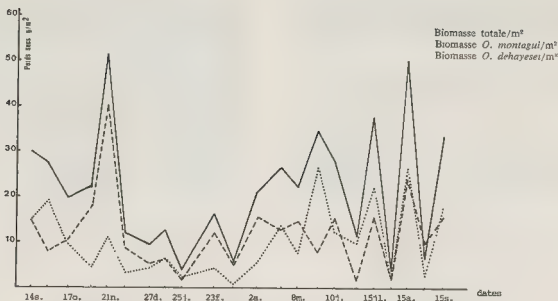


TABLEAU 4
Variations des biomasses et des densités durant un cycle saisonnier

	Biomasse (poids sec en g/m ²)			Densité (effectif/m ²)		
	<i>O. montagui</i>	<i>O. dehayesei</i>	Total	<i>O. montagui</i>	<i>O. dehayesei</i>	Total
14 sept. 1975	16,92	14,82	29,76	9606	8806	18412
28 sept. 1975	8,13	19,17	27,30	4748	12218	16966
17 oct. 1975	10,51	9,34	19,85	7593	9046	16639
7 nov. 1975	18,11	4,55	22,66	19600	4318	23918
21 nov. 1975	40,16	11,09	51,25	20262	6264	26526
6 déc. 1975	8,80	3,20	12,00	6156	2600	8756
27 déc. 1975	5,22	4,33	9,55	3877	4075	7952
9 janv. 1976	6,36	6,32	12,68	3837	4206	8043
25 janv. 1976	1,61	2,37	3,98	2363	3562	5925
23 févr. 1976	12,06	4,25	16,31	6868	2931	9799
12 mars 1976	4,99	0,75	5,74	5187	900	6087
2 avril 1976	15,70	5,48	21,18	10987	4497	15484
23 avril 1976	12,94	13,57	26,51	6125	8031	14156
8 mai 1976	14,73	7,64	22,37	7937	5075	13012
27 mai 1976	7,90	26,68	34,58	5418	23600	29018
10 juin 1976	15,35	12,50	27,85	11025	11662	22687
30 juin 1976	1,69	9,92	11,61	2950	13037	15987
15 juil. 1976	15,59	22,03	37,62	10412	15766	26179
31 juil. 1976	2,03	2,08	4,11	1200	1162	2362
15 août 1976	23,77	26,36	50,13	19000	27215	46215
30 août 1976	3,99	2,76	6,75	3848	2437	6285
15 sept. 1976	15,52	17,81	33,33	12797	16712	29510

et des biomasses observées le 31 juillet et le 30 août faisait suite à un bouleversement du biotope par deux tempêtes consécutives.

6. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Deux populations de *Talitridae* (*O. montagui* et *O. dehayesei*) vivent dans une même station parmi les laisses de mer, dans la baie de Bou Ismail.

Ces deux espèces sont en compétition pour l'occupation du biotope.

Nous avons pu identifier leur cycle reproducteur, les variations de leur fécondité, de la densité et de la biomasse de leurs peuplements.

En règle générale, l'activité reproductrice est étalée sur deux périodes bien distinctes :

— La première, printanière, qui est le fait des femelles âgées nées durant l'année précédente.

— La deuxième estivale et automnale, due à des jeunes femelles nées durant la première période.

Ces mêmes observations avaient déjà été faites pour plusieurs espèces d'*Orchestia* du littoral languedocien (M. LOUIS, 1977).

Par contre, chez les espèces atlantiques, notamment, *Orchestia gammarella* étudiée à Arcachon par M. AMANIEU (1969) et à Bailleron (Golfe du Morbihan) par M. LOUIS (1971), on constate que les jeunes nés au printemps ne se reproduisent jamais l'année même de leur naissance.

Si on compare entre elles, les activités reproductrices des deux espèces algériennes, on constate un décalage des deux périodes se traduisant par un maximum de l'activité reproductrice chez *O. montagui* juste pendant la période de repos qui sépare les deux maximum chez *O. dehayesei*.

Ce phénomène traduit la forte compétition existant entre les deux espèces. Il y a alternance des activités reproductrices d'une espèce à l'autre.

Il en est de même de l'âge moyen des femelles gestantes et de leur fécondité. On constate que

lorsque les plus grandes femelles d'une espèce entrent en activité reproductrice, leur fécondité augmente aussi et on assiste en même temps chez l'autre espèce, à un rajeunissement des femelles gestantes et une diminution de leur fécondité. Ces mécanismes s'alternent cinq ou six fois, d'une espèce à l'autre durant toute l'activité reproductrice.

Enfin, quoique moins spectaculaires, la densité et la biomasse varient aussi de la même façon, avec alternance des dominances, d'une espèce à l'autre.

En définitive, il y a en permanence, un balancement autour d'un état d'équilibre, entre les deux populations pour la colonisation du biotope.

Ces observations vont à l'encontre du principe de l'exclusion compétitive, selon lequel : « Deux espèces sont incapables de coexister dans une même localité. Pour survivre, toute espèce devant être le maître absolu dans sa propre niche » (HARDING 1960).

Il faudrait conclure comme MAYR (1974), en faisant la distinction entre niche et habitat. Les espèces dans le même habitat, occuperaient des niches différentes.

En effet, la niche étant la projection extérieure des besoins de l'espèce, les caractéristiques de la niche sont plus ou moins influencées par son environnement physique et biotique. On ne peut déclarer que les niches des deux espèces sont identiques, tant que l'on n'a pas démontré que les besoins de celles-ci sont identiques à tout moment.

BIBLIOGRAPHIE

- AMANIEU (M.), 1969. — Cycles reproducteurs à Arcachon d'une population d'*Orchestia gammarella* (Pallas) Amphipode *Talitridae*. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 68, 1390, 24 p.
- AMANIEU (M.), 1970. — Cycles reproducteurs et fécondité de quelques Crustacés Péracarides littoraux. Déterminisme écologique et comparaisons biogéographiques. *Bull. Soc. Ecol.*, 1 (4), 223-232.
- BHATTACHARYA (C. G.), 1967. — A simple method of resolution of a distribution into gaussian components *Biometrics*, 23 (1), 115-135.

- DUMAY (D.), 1972-1973. — Etude comparée de la fécondité de deux espèces du groupe « *Locusta* » : *Gammarus crinicornis* Stock 1966 et *Gammarus subtypicus* Stock 1966 (Amphipodes). *Téthys*, 4 (4), 975-980.
- HARDINR (G.), 1960. — The competitive exclusion principle. *Science*, 131, 1291-1297.
- HARDING (J. P.), 1949. — The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 28, 141-153.
- LOUIS (M.), 1971. — Evolution d'une population d'*Orchestia gammarella* (Pallas) de l'île de Bailleron (golfe du Morhiban) d'octobre 1969 à décembre 1970. D.E.A., Fac. Sci., Montpellier, 33 p.
- LOUIS (M.), 1977 a. — Etude des populations de *Talitridae* des étangs littoraux méditerranéens : I — Variations numériques des effectifs au sein des différentes phases et interprétation. *Bull. Ecologie*, 8, 1, 63-74.
- LOUIS (M.), 1977 b. — Etude des populations de *Talitridae* des étangs littoraux méditerranéens : II — Identification des cohortes, cycles et fécondité. *Bull. Ecologie*, 8, 1, 75-86.
- MAYR (E.), 1974. — Populations, espèces et évolution. Hermann édit., 496 p.
- WILDISH (D. J.), 1972. — Post embryonic growth and age in some littoral *Orchestia* (Amphipoda Talitridae). *Crustaceana*, supp. 3, 267-274.

QUELQUES OBSERVATIONS BIOLOGIQUES ET FLORISTIQUES SUR LES RIZIÈRES DE CAMARGUE : BIOTOPES A CHARACÉES

par Micheline GUERLESQUIN *
et André VAQUER **

* Laboratoire de biologie végétale et de phytogéographie,
I.R.F.A., B.P. 808, 49005 Angers cedex

** Centre d'écologie de Camargue, Le Sambuc, 13200 Arles

RÉSUMÉ

Huit taxons appartenant aux Characées sont actuellement recensés dans les rizières de Camargue et deux d'entre eux sont nouveaux pour la région.

Les principales caractéristiques physiques et chimiques indiquées permettent de préciser les conditions de leur développement dans les rizières.

Leur participation à la composition du *Charetum vulgaris* Cor. 1957 ou, plus rarement, du *Charetum braunii* Cor. 1957 est discutée.

De plus une première liste d'algues coexistant avec les Characées est présentée et certaines d'entre elles caractérisent ces associations en accord avec MARGALEF (1948) et IONESCU-TECULESCU (1972).

Parmi les milieux aquatiques camarguais, les rizières occupent une place très importante et jouent sans nul doute un rôle primordial dans l'équilibre de la Camargue (étendue, période de submersion).

Dans le but de définir l'impact des rizières dans le delta, une étude pluridisciplinaire de ces biotopes très artificialisés (irrigation, apports d'engrais, traitements phytosanitaires) organisée au Centre d'écologie de Camargue se poursuit actuellement.

L'étude de la flore algale des rizières constitue un volet de cette recherche et la détermination et

SUMMARY

Eight taxa belonging to the Characeae are now counted in the rice paddies of the Camargue and two of them are new to the region.

The principal physical and chemical characteristics indicated make it possible to establish the conditions of their development in the rice paddies.

Their presence in the composition of *Charetum vulgaris* Cor. 1957 or more rarely of *Charetum braunii* Cor. 1957 is questioned.

In addition a first list of algae which coexist with these Characeae is presented and certain among those listed characterize these associations thus agreeing with MARGALEF (1948) and IONESCU-TECULESCU (1972).

la place des algues dans l'organisation de ces milieux figurent parmi ses objectifs.

Dans l'ensemble des algues, les Characées occupent une place probablement prépondérante, et il semble intéressant de les examiner en particulier. Cette première note a pour objet principal de déterminer les Characées des rizières et de préciser certains éléments de leur écologie. A cette occasion, il nous paraît important de rappeler les observations charologiques effectuées antérieurement dans les milieux camarguais, permettant ainsi de mieux définir leur valeur.

I. — ÉTUDE BIBLIOGRAPHIQUE

Les indications déjà publiées sur les Characées de Camargue et notamment des rizières, rares et le plus souvent imprécises, ne reflètent que très imparfaitement la richesse et la luxuriance de la flore charologique de la région.

Dès 1821, de VILLENEUVE, dans l'inventaire général de la flore des Bouches-du-Rhône, indique *Chara tomentosa* (1) en Camargue. En 1894, FLAHAULT et COMBRES signalent la présence de *Chara crinita* (*C. canescens*) dans « les dépressions éparses au milieu des baisses ou des dunes » à Sylvéréal. PETIT et SCHACHTER (1954) citent « parmi les algues infestant les rizières : *C. vulgaris*, *C. gymnophylla*, *C. contraria* ».

Dans son ouvrage sur les Characées d'Europe, CORILLON (1957) indique *C. canescens* près des Saintes-Maries-de-la-Mer, *C. squamosa* (*C. gymnophylla*) parfois associé à *C. longibracteata* et plus rarement à *C. aspera*, et *C. fragilis* (*Ch. globularis*) dans plusieurs rizières.

En 1957, TALLON publie une liste de 13 Characées récoltées en Camargue, mais la plupart proviennent de biotopes saumâtres. Il n'en signale que 4 dans les rizières *C. vulgaris*, *C. foetida* (*C. vulgaris*), *C. gymnophylla* et *C. contraria*.

La détermination de récoltes de diverses origines permet à CORILLON et GUERLESQUIN (1959) de signaler de nouveaux taxons non liés aux rizières de Camargue : *Nitella opaca*, *Tolypella hispanica* et *T. glomerata* en plus des *C. aspera*, *C. galioides* et *C. fragilis* déjà connus. Dans une étude sur les stations de *T. hispanica* du territoire français (1961), CORILLON mentionne le rare *C. desmacantha*.

AGUESSE et BIGOT (1960) récoltent *C. galioides* et *C. fragilis* dans la basse salée à la Tour du Valat. En 1961, GUERLESQUIN et CORILLON ajoutent à la liste *C. aspera* var. *capitata* et *Lamprothamnium papulosum* récoltés par MOLINIER et TALLON. En 1970, ces auteurs les citent avec *Tolypella glomerata*, *T. hispanica* et *C. galioides* parmi les caractéristiques de l'association *Callitriche Ranunculum baudotii* Br. — Bl., 1952.

(1) Nomenclature, systématique et figures, voir : R. CORILLON (1975)

MARAZANOF (1969) récolte *C. aspera* var. *marina* dans l'étang du Vaccarès. Enfin TOURENQ (1976) signale *C. aspera*, *C. canescens* et *C. vulgaris* dans l'étang du St-Seren, *Lamprothamnium papulosum*, *T. glomerata*, *C. aspera* et *C. canescens* (det. CORILLON) dans l'emprunt de la Mare salée à la Tour du Valat.

Hors de France, les indications publiées sur les Characées des rizières demeurent peu nombreuses. De brèves remarques ont été cependant publiées par FOURY et al. (1954), RANERI (1929), KOL (1954), GUPTA (1966), MORAR (1968).

En Europe, GONCALVES da CUNHA (1951) signale dans les rizières du Portugal *C. vulgaris* f. *paragymnophylla*, *C. vulgaris* var. *longibracteata*.

En 1956, CARVALHO E VASCONCELLOS ajoute à ces 3 espèces *C. braunii*, *C. vulgaris*, *C. connivens*, *C. fragilis*, *N. mucronata*, *N. gracilis*. TOMASELLI (1959, 1961) mentionne dans les rizières italiennes *C. braunii* (sous le nom de *C. coronata*) et *C. fragilis* (*C. globularis*). CIEFFERI (1963) cite *C. coronata* et *Nitella gracilis*.

Enfin des listes plus ou moins importantes concernant notamment l'Inde ont été données par NURUL ISLAM et SARMA (1968), KHAN et MATHUR (1976), KAMAL AL-KASI (1971). Parmi toutes les espèces citées par ces auteurs, trois seulement sont communes avec celles des rizières européennes : il s'agit de *C. vulgaris*, *C. braunii*, et *C. contraria*.

En conclusion, les observations sur les Characées des rizières, tant floristiques qu'écologiques, sont peu abondantes; ces algues constituent pourtant dans ces milieux peu profonds une flore immergée parfois très luxuriante. Enfin on ne saurait trop insister sur l'intérêt général de cette flore : un exemple en est fourni par TAMISIER (1971) qui montre l'importance des oogones de Characées dans la composition du régime alimentaire des sarcelles d'hiver en Camargue.

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les prospections des rizières réparties dans le delta du Rhône ont été effectuées durant les campagnes rizicoles de 1976 et 1977.

Les Characées ont été récoltées en plusieurs points de chaque rizière visitée, et simultanément les algues planctoniques ont été recueillies par sédimentation de l'eau prélevée dans leur voisinage immédiat. Tous

les échantillons sont conservés dans une solution de formol à 5 % en vue de leur détermination et de leur comptage.

Deux rizières (l'une au mas St-Germain, l'autre à la Tour du Valat) ont été visitées régulièrement durant ces deux campagnes rizicoles; les algues planctoniques y ont été prélevées par pompage de l'eau et récupérées par sédimentation après fixation.

Le comptage des algues microscopiques (à l'exception des Cyanophycées) est effectué globalement au niveau des groupes systématiques ce qui permet de calculer l'abondance relative des divers groupes présents dans chaque prélèvement.

Au niveau des espèces, il n'a pas été tenu compte des Diatomées et des Cyanophycées. Les listes d'espèces mentionnées dans les tableaux ne comprennent que celles qui sont largement représentées; leur abondance relative est calculée par rapport au total des organismes appartenant aux groupes décomptés dans chaque prélèvement.

III. — CARACTÈRES PHYSIQUES ET CHIMIQUES DES MILIEUX PROSPECTÉS

Les rizières sont très souvent installées sur des sols sablo-limoneux qui par leur origine géomorphologique sont plus ou moins salés. Mais le dessalement, du moins en surface, intervient assez rapidement après quelques années de riziculture, et les sols perdent pendant quelque temps leur caractère salé.

Les paramètres physiques et chimiques de l'eau de submersion des rizières, publiés en partie par PONT (1977), sont brièvement rappelés ci-après.

Le couvert végétal qui augmente lors de la croissance du riz détermine 2 périodes pendant lesquelles les facteurs lumière et température sont nettement tranchés.

Durant la première période, le plan d'eau abso- lument libre est recouvert peu à peu par la végétation du riz. Les températures de l'eau relativement

froides la nuit (10 à 15 °C) peuvent atteindre alors 30 à 35 °C le jour et offrent des amplitudes de variations quotidiennes voisines de 20 °C (fig. 1). A partir de la fin du mois de juin, le feuillage du riz presque entièrement développé ne laisse parvenir à la surface de l'eau que 2 à 20 % de la lumière incidente, et détermine une atténuation très sensible des températures extrêmes, les amplitudes journalières ne sont plus alors que de 3 à 5 °C.

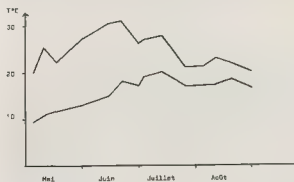


FIG. 1. — Evolution des minima et des maxima des températures dans l'eau d'une rizière (TdV) pendant la campagne rizicole de 1977.

Ces deux périodes sont également très bien marquées par la diminution du pH qui se stabilise entre 7,3 et 7,6 au début du mois de juillet après avoir atteint des valeurs supérieures à 9 en mai; il évolue entre 8 et 9 en juin (fig. 2).



FIG. 2. — Evolution du pH dans l'eau de la rizière de la Tour du Valat en 1977 (d'après PONT, 1977).

De même on observe une sursaturation en oxygène dissous durant la première période, puis une baisse de la concentration jusqu'au-dessous du seuil de saturation à la fin de la saison (fig. 3).

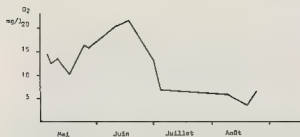


FIG. 3. — Evolution des concentrations en oxygène dissous dans l'eau de la rizière de la Tour du Valat en 1977 (d'après PONT, 1977).

La lame d'eau dont l'épaisseur oscille entre 5 et 15 cm suivant la fréquence des irrigations reste très transparente durant toute la saison, sauf au tout début où la remise en suspension des limons par les zooplanctontes (et notamment *Triops cancriformis* Bosc.) qui affouillent le sol, provoque une turbidité très importante. La transmission de la lumière dans l'eau claire qui atteint 55 % de la lumière incidente (mesurée en micro-Einsteins/m²/sec. (2)) diminue jusqu'à 10 à 15 %.

Parmi les éléments nutritifs, les concentrations varient de 10 à 100 µg/l pour le phosphore et de 100 à 500 µg/l pour l'azote qui se trouve exclusivement sous forme ammoniacale.

IV. — LES CHARACÉES DES RIZIÈRES

Les récoltes effectuées lors des prospections permettent de répertorier huit taxons, parmi lesquels deux sont nouveaux : *Chara braunii* (*Charopsis braunii* Kütz., *Chara coronata* Bischoff) et *Chara vulgaris* var. *crassicaulis*. Ce dernier récolté dans une mare artificielle à proximité de rizières est disséminé très largement dans l'hémisphère nord, mais ses stations demeurent généralement dispersées. Il vient d'être également trouvé par M. SUTISNA dans une rizière du mas Mon Canard en juillet 1978.

La liste récapitulative des 21 Characées (Tabl. 1) signalées en Camargue donne la répartition des

TABLAU 1

Liste récapitulative et comparative des Characées récoltées dans les rizières et dans l'ensemble des autres milieux de Camargue.

● taxon nouveau

● taxon présent

	OBSERVATIONS		
	antérieures		personn.
	Camargue	Rizières	Rizières
*1. <i>Chara braunii</i> Gmel.	●	●	●
2. <i>Chara canescens</i> Desv.	ACD	●	●
3. <i>Chara tomentosa</i> L.	J	●	●
4. <i>Chara vulgaris</i> L.	BCDFJ	CDE	x
5. <i>C. vulgaris</i> f. <i>paragymnophylla</i> Mig.	●	●	x
6. <i>C. vulgaris</i> var. <i>longibracteata</i> Kütz.	C	C	x
*7. <i>C. vulgaris</i> var. <i>crassicaulis</i> Kütz.	●	●	x
8. <i>Chara contraria</i> A. Br.	B●	DE	x
9. <i>Chara gymmophylla</i> A. Br.	BC	CDE	x
10. <i>Chara baltica</i> Bruz.	D	●	●
11. <i>Chara aspera</i> Willd.	CDFI	C	●
12. <i>C. aspera</i> var. <i>capitata</i> A. Br.	DI	●	●
13. <i>C. aspera</i> f. <i>longispina</i> Mig.	F	●	●
14. <i>C. aspera</i> var. <i>marina</i> Mig.	F	●	●
15. <i>Chara desmacantha</i> H. et J.Gr.	H	●	●
16. <i>Chara galiodes</i> D.C.	DFGH	●	●
17. <i>Chara globularis</i> Thuill.	CDFG	C	x
18. <i>Lamprothamnium papulosum</i> J.Gr.	DFI	●	●
19. <i>Nitella opaca</i> Ag.	F	●	●
20. <i>Tolypella glomerata</i> Leonh.	DFH	●	●
21. <i>Tolypella hispanica</i> Nordst.	FK	●	●
Nombre de taxons	18	6	8

Références bibliographiques :

- A = FLAHAULT et COMBRES
 B = PETIT et SCHACHTER
 C = CORILLION (1957)
 D = TALLON (1957)
 E = TALLON (1958)
 F = CORILLION et GUERLESQUIN
 G = AQUESSE et BIGOT
 H = CORILLION (1961)
 I = GUERLESQUIN et CORILLION
 J = VILLENEUVE

(2) Un micro-Einstein/m²/s = 6,02.10²³ photons/m²/s.

taxons connue à différentes époques. Il faut noter que la flore charologique des rizières présente une relative uniformité par rapport à celle de la Camargue plus diversifiée grâce à la présence d'espèces halophiles qui peuvent s'y développer (*C. canescens*, *C. baltica*, *C. galioides* *T. hispanica*, *L. papulosum*). La luxuriance des végétations de Characées est cependant remarquable, car la préparation du sol des rizières aboutit à une colonisation rapide et presque totale du substratum immergé principalement par les végétations pionnières du *Charetum vulgaris*.

Comme GONCALVES da CUNHA (1951) dans les rizières du Portugal, nous observons assez fréquemment dans celles de Camargue *C. vulgaris* f. *paragymnophylla* et *C. vulgaris* var. *longibracteata*.

C. aspera également signalé par cet auteur dans les rizières du Portugal et par R. CORILLION dans celles de Camargue (1957) n'a pas été encore revu.

Le fait le plus remarquable est l'observation relativement fréquente de *Chara braunii* inconnu jusqu'ici dans la région. C'est une espèce sporadique et souvent peu commune, de répartition irrégulière malgré son caractère subcosmopolite. Dans la région méditerranéenne française, elle est mentionnée dans le Var (Toulon), les Pyrénées orientales (Argelès) et en Corse. Elle est également signalée dans les rizières du nord de l'Italie (TOMASELLI, 1959), au Japon (IMAHORI, 1954), au Bangladesh (NURUL ISLAM et SARMA, 1968), en Inde (VAIDYA et GONZALES, 1963, KHAN et SARMA, 1967). Sa répartition sur le territoire français demeure très inégale puisqu'il est absent de nombreuses régions : nord et est du pays, Bre-

tagne péninsulaire, Normandie, Alpes et Pyrénées françaises. Il est cantonné aux confins orientaux du Massif armoricain (6 stations en Loire atlantique, 3 en Ille-et-Vilaine, 4 en Mayenne, une dizaine en Maine-et-Loire, une dans les Deux-Sèvres). La Sologne, la Brenne, la Haute-Vienne, la Dombes, la Bresse et le Forez forment les principaux foyers de dispersion en France.

Quelques auteurs ont décrit un *Charetum braunii* dont la composition floristique est rappelée dans le tableau 2.

TABLEAU 2
Composition floristique
du *Charetum braunii* des auteurs.

	CORILLION 1957	KRAUSE 1969	1977	IONESCU 1972
Espèces caractéristiques				
<i>Chara braunii</i>	x	x	x	x
<i>Nitella syncarpa</i>	x	•	•	•
<i>Nitella flexilis</i>	x	x	x	•
<i>Nitella hyalina</i>	x	•	•	•
<i>Chara vulgaris</i>	x	•	•	•
Espèces compagnes				
<i>Chara fragilis</i>	•	•	•	x
<i>Nitella mucronata</i>	•	•	•	x
<i>Eleocharis acicularis</i> R.Br.	x	x	x	•

En Camargue, la composition floristique des groupements à *Chara braunii* présente quelques variantes (tableau 3).

TABLEAU 3
Composition floristique des groupements à *Chara braunii* dans les rizières de Camargue

Nombre d'observations	4	2	4	1	1	1	1	1	1
Espèces caractéristiques									
<i>Chara braunii</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Chara vulgaris</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Espèces compagnes									
<i>Chara fragilis</i>	•	•	x	•	x	•	•	•	•
<i>Chara longibracteata</i>	x	x	•	•	x	x	•	•	x
<i>Chara gymnophylla</i>	•	•	x	•	•	x	•	•	•
<i>Chara contraria</i>	•	•	•	•	•	x	•	x	x
<i>Hydrodictyon reticulatum</i> (L.) Lagerh.	•	x	x	•	•	•	x	•	x

TABLEAU 4
Composition floristique du *Charetum vulgaris* selon les auteurs

	CORILL.	KRAUSE		IONESCU	Camargue nombre d'observations				
	1957	1969	1977	1972	2	2	1	4	3
Espèces caractéristiques									
<i>Chara vulgaris</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	•
<i>Chara longibracteata</i>	x	•	•	•	•	x	x	•	x
<i>Chara aspera</i>	x	•	x	•	•	•	•	•	•
<i>Chara fragilis</i>	x	x	x	x	x	•	x	•	•
Espèces compagnes									
<i>Tolypella intricata</i> Leonh.	•	x	•	•	•	•	•	•	•
<i>Nitella mucronata</i> (A.Br.) Miq.	•	•	•	x	•	•	•	•	•
<i>Hydrodictyon reticulatum</i>	•	•	•	x	•	x	•	•	•

Le *Charetum vulgaris* Cor. 1957 est l'association de Characées la plus fréquente en Camargue. Nous regroupons également dans cette association 3 observations dans lesquelles la variété *longibracteata* est seule présente à l'exclusion du type non encore observé dans ces trois biotopes. Cette interprétation a déjà été antérieurement adoptée par CORILLON (1957).

Sa composition floristique, variable suivant les auteurs et les régions étudiées, est indiquée dans le tableau 4.

En Camargue, l'association est appauvrie par l'absence de *C. aspera*. De plus, *T. intricata* indiqué par KRAUSE dans la vallée du Rhin supérieur et *Nitella mucronata* mentionné par IONESCU-TECULESCU (1972) en Roumanie ne sont pas connus en Camargue.

En comparant les observations effectuées antérieurement en Camargue (CORILLON, juin 1952, publiées en 1957; TALLON, 1957 et 1958) avec les nôtres, nous pouvons discerner quelques différences qui reflètent une certaine évolution de la flore characologique des rizières.

En premier lieu, il faut rappeler l'absence de *C. aspera* que CORILLON note déjà comme assez peu abondant (*loc. cit.*, p. 231). *C. globularis* semble lui

aussi s'être raréfié. En 1952, CORILLON (p. 252) l'observe en populations monospécifiques et végétation ouverte : 1.2 à 3.3 dans des rizières entre le Paty de la Trinité et Albaron. Nous l'avons trouvé seulement au mas Saint-Germain (1977) en populations monospécifiques très ouvertes. Dans les autres stations, il accompagne *C. vulgaris* ou *C. braunii* sous forme de végétations éparées et peu denses.

Chara gymnophylla à répartition circumméditerranéenne, semble en nette régression depuis 1952. A cette époque, il forme « dans les rizières des populations monospécifiques ou polyspécifiques très denses (subcontinues à continues) sur de grandes surfaces puisqu'ordinairement il envahit toute la rizière » (p. 206). Au mas Neuf du Vaccarès, CORILLON décrit (p. 313-314) « les végétations oblitérantes à *C. squamosa* (*C. gymnophylla*) sur toute l'étendue d'une rizière ». Il en est de même au Paty de la Trinité. Or, nous n'avons récolté *C. gymnophylla* que par sujets isolés dans deux rizières.

Enfin, compte tenu des nombreuses recherches effectuées par CORILLON qui n'a pas observé *C. braunii* dans les rizières de Camargue en juin 1952, on peut raisonnablement penser à la migration récente et à la colonisation relativement rapide des milieux neufs, périodiquement remaniés que sont les rizières de Camargue, par cette intéressante Characée.

V. — QUELQUES REMARQUES BIOLOGIQUES ET ÉCOLOGIQUES

Les Characées apparaissent en général 3 à 4 semaines après la mise en eau des rizières effectuée ordinairement à la fin du mois d'avril. Le riz alors peu développé ne gêne en rien leur installation, et ceci peut expliquer en partie leur répartition dans la rizière sans relation apparente avec la densité de la culture. Après un développement très rapide durant le mois de juin, le maximum de croissance (en terme de biomasse) est atteint au début du mois de juillet.

Le remaniement des sols suivi de la remise en eau chaque année après un arrêt de 6 à 7 mois (ou plus dans le cas de rotation de cultures) font des rizières des milieux que l'on peut qualifier de neufs pour ces plantes pionnières qui retrouvent ainsi régulièrement des conditions particulièrement favorables pour leur développement. Ceci peut expliquer en partie la rapidité de la colonisation des rizières par les Characées au fur et à mesure de leur création depuis 1942 constatée par CORILLION, ainsi que leur maintien.

Le régime des rizières semble convenir à *C. vulgaris* et *C. braunii* qui tous deux, bien adaptés aux fortes températures estivales, peuplent de préférence des milieux peu profonds sur argile ou limon, alcalins à subneutres. De plus, ces espèces supportent très bien des assècs prolongés, notamment *C. braunii* signalé par MIGULA (1897) dans les étangs d'Europe centrale régulièrement vidés, et par R. CORILLION (1957) dans les étangs de la Dombes périodiquement asséchés.

Par ailleurs, la colonisation des rizières par cette dernière espèce n'est sans doute pas gênée par la salinité très faible de l'eau de submersion inférieure à 1/1 000 (limite indiquée pour cette espèce par LUTHER, 1951, in REMANE et SCHLIEPER, 1971).

Les faibles niveaux d'eau, l'encombrement de l'espace par les talles du riz et les adventices, le développement de certains hydrophytes (notamment *Najas*

minor All.) à partir de juillet, la diminution de la lumière parvenant au plan d'eau sont les principaux facteurs limitant le développement des Characées dans les rizières.

VI. — FLORE ALGOLOGIQUE DE QUELQUES RIZIÈRES A CHARACÉES

Sans tenir compte des adventices souvent envahissantes, les végétations à Characées sont accompagnées d'une flore algale diversifiée et parfois abondante (3).

Parmi les algues macroscopiques, nous observons fréquemment la prolifération d'*Hydrodictyon reticulatum*, de Zygnématales (*Mougeotia* sp., *Zygnema* sp., *Spirogyra* sp.), de plusieurs espèces d'*Oedogonium*.

Parmi les Cyanophycées, *Cylindrospermum* sp. et *Gloeotrichia natans* Rabenh. sont fréquemment récoltés. Un petit nombre d'espèces microscopiques est observé, notamment : *Coelosphaerium kutzingianum* Næg., *Chroococcus turgidus* (Kütz.) Næg., *Merismopedia tenuissima* Lemm. et *M. glauca* (Ehrbg.) Næg.

La diversité la plus grande s'observe toutefois parmi les algues des autres groupes. L'analyse de 5 récoltes effectuées dans les herbiers de Characées montre leur importance relative (tabl. 5), la prédominance des Diatomées et des Chlorophycées qui se maintiennent durant la campagne rizicole dans une même rizière (tabl. 6 et 7).

A l'exclusion des Diatomées non encore examinées, la liste des algues est donnée dans l'énumération taxonomique (annexe 1) pour une part et dans les tableaux pour l'autre. Ceux-ci sont composés avec les espèces dont l'abondance relative est supérieure ou égale à 1 % dans au moins un des prélèvements et suivant l'ordre décroissant de leur fréquence. Dans le cas des rizières de Saint-Germain et de la Tour du Valat, les espèces sont classées

(3) Nomenclature, systématique in BOURRELLY (1966, 1968, 1970).

TABLEAU 5

Abondance relative des Bacillariophycées (1), Chlorophycées-Volvocales (2), Chlorophycées-Chlorococcales (3), Chlorophycées-Desmidiées (4), Cryptophycées (5), et Euglénophycées (6) dans les végétations à Characées au maximum de leur développement (mois de juin) dans 5 rizières de Camargue.

	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)
Rizièrre Giraud (G) 28.6.76	29	14,1	47,6	5,7	3,6	—
Rizièrre Fièlouze (F) 28.6.76	60,6	13,1	14,0	1,9		0,3
Rizièrre St. Bertrand (B) 29.6.76	65,2	13,1	15,3	1,7	2,3	2,4
Rizièrre Tour du Valat (TdV) 2.7.76	46,7	15,1	27,6	1,9	3,2	5,4
Rizièrre Tour du Valat 30.6.77	13,6	2,7	57,1	0,3	7,2	19,1

TABLEAU 6

Evolution de l'abondance relative des Bacillariophycées (1), Chlorophycées-Volvocales (2), Chlorophycées-Chlorococcales (3), Chlorophycées-Desmidiées (4), Cryptophycées (5) et Euglénophycées (6) au cours d'un cycle de culture dans 1 rizièrre du Mas-Saint-Germain.

Rizièrre Mas St. Germain (SG)	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)
20 mai 1976	31,6	18,2	15,3	0,4	33,9	
16 juin 1976	31,8	17,7	16	34		0,5
16 juillet 1976	11,3	16,3	58,7	13,3	—	0,4
20 août 1976	58,6	8,5	20	10,4		2,4

suivant l'ordre de leur apparition au cours du cycle, et regroupées selon l'ordre croissant de leur fréquence pour celles apparues au mois de mai et décroissant pour les autres.

L'analyse de cette liste indique une trentaine d'espèces dont la moitié regroupe plus de 70 % des organismes déterminés (tabl. 8). Il faut souligner la présence permanente de *Phacotus lenticularis*, *Sce-*

TABLEAU 7

Evolution de l'abondance relative des Bacillariophycées (1), Chlorophycées-Volvocales (2), Chlorophycées-Chlorococcales (3), Chlorophycées-Desmidiées (4), Cryptophycées (5) et Euglénophycées (6) au cours d'un cycle de culture dans 1 rizièrre (TdV).

Rizièrre Tour du Valat	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)
16 mai 1977	29,2	42,9	26,3	—	0,7	1
21 juin 1977	23,6	1,9	54,6	0,5	17,5	1,9
19 juillet 1977	46,2	18,4	30,2	0,6	1,6	3
19 août 1977	60,3	1,4	30,2	1	1	6,1

nedesmus acutus, *Sc. spinosus*, *Scenedesmus quadricauda*, *Sc. bijugatus*, *Monoraphidium griffithii* et *Cosmarium subcostatum* pendant toute la campagne rizicole dans le *Charetrum vulgaris* à Saint-Germain en 1976 (tabl. 9).

En 1977, dans une rizièrre de la Tour du Valat, *Monoraphidium griffithii*, *Scenedesmus quadricauda*, *Sc. arcuatus*, *Sc. armatus*, *Cryptomonas* sp. sont parmi les espèces les plus fréquentes (tabl. 10). A partir du mois de juin, nous retrouvons aussi *Scenedesmus bijugatus*, *Sc. acutus*, *Sc. spinosus* et *Phacotus lenticularis*.

Parmi les espèces trouvées dans ces rizières, *Phacotus lenticularis* et *Oocystis solitaria* sont des espèces significatives du *Charetrum vulgaris* défini par MARGALEF (1948) et d'une manière moins nette *Cosmarium reniforme* et *Chroococcus turgidus*.

Les autres espèces importantes citées par cet auteur sont des Zygnématales (*Mougeotia* sp., *Zygnema* sp., *Spirogyra* sp.) des *Oedogonium* sp., *Cosmarium laeve*, *Ankistrodesmus falcatus* et *Cosmarium botrytis*, toutes observées en rizières dans des végétations à *Chara vulgaris*. Il semble bien que les caractéristiques du *Charetrum vulgaris* se retrouvent aussi bien au niveau des associations de Characées (excepté *Ch. aspera* qui n'a pas été revu) qu'au niveau des espèces d'algues microscopiques ou filamenteuses. De même dans ce sens, IONESCU-TECULESCU (1972) indique, toujours pour cette association, *Gloeotrichia natans*, *Pandorina morum*, *Euglena acus*, *Euglena oxyuris*, *Crucigeniella rectangularis*, *Pleurotaenium*

TABLEAU 8

Abondance relative des espèces d'algues microscopiques (à l'exception des Cyanophycées et des Diatomées) dans les végétations à Characées dans 5 rizières de Camargue, au maximum de leur développement (fin du mois de juin)

	Fielouse	Tour du Valat	Giraud	St-Bertrand	St-Germain
<i>Carteria</i> et <i>Chlamydomonas</i>	19,7	16,6	8,9	34,5	62,8
<i>Phacotus lenticularis</i> Stein	29,6	11,7	10,9	3	1,8
<i>Tetradon minimum</i>	+	+	4,6	14,5	A
<i>Docystis solitaria</i> Wittrock	+	+	8,5	2	2,1
<i>Scenedesmus bifugatus</i>	7,3	1,2	4,7	3	3,9
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	2,1	7,1	4	4	7,3
<i>Cosmarium subcostatum</i> Nordst.	+	+	1,5	4,5	1
<i>Coelastrum microsporum</i>	+	6,3	+	1	+
<i>Pediastrum tetras</i> (Ehrenb.) Rahfs	+	1,8	10,7	•	•
<i>Scenedesmus armatus</i>	1,9	1,8	3,3	•	•
<i>Scenedesmus arcuatus</i>	1,4	•	4,7	•	+
<i>Cosmarium laeve</i> Rabenh	+	1	1,3	•	•
<i>Cryptomonas</i> sp.	•	6,1	5	6,5	•
<i>Pandorina morum</i>	7,8	•	•	•	+
<i>Coelastrum</i> sp.	+	8,9	•	•	•
<i>Scenedesmus acutus</i>	+	3,2	•	•	•
<i>Scenedesmus intermedius</i>	•	•	•	2,5	1,3
<i>Monoraphidium</i> sp.	•	•	3,5	3	•
<i>Cyathomonas truncata</i> (Fres.). Fish	•	+	•	7	•
<i>Pediastrum boryanum</i>	•	•	•	•	3,9
<i>Tetradon</i> sp.	•	•	•	•	3,6
<i>Cosmarium Turpini</i> Bréb. var. <i>eximium</i> West et West (fa.)	•	•	•	•	1,3
<i>Tetradon caudatum</i>	•	•	•	•	1
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	•	•	•	1,5	•
<i>Cosmarium impressulum</i> ELFB	•	•	1,3	•	•
<i>Westella botryoides</i>	•	•	2,4	•	•
<i>Trachelomonas oblonga</i>	•	1	•	•	•
<i>Entosiphon sulcatum</i>	•	4,4	•	•	•
<i>Monoraphidium griffithii</i>	•	3,8	•	•	•
<i>Scenedesmus brasiliensis</i> Böhlén	•	3,5	•	•	•
<i>Eudorina elegans</i>	1,9	•	•	•	•
<i>Gonatzygon</i> sp.	1,4	•	•	•	•

trabecula, *Closterium parvulum* qui sont autant d'espèces compagnes observées dans les végétations à *Chara vulgaris*.

Le *Charetum braunii* des rizières de Camargue (tabl. 3) paraît nettement appauvri par rapport à celui décrit dans d'autres régions d'Europe (tabl. 2) puisque seul *Ch. vulgaris* figure parmi les espèces caractéristiques. Par contre, la liste des espèces compagnes observées y est un peu plus large, *Ch. fragilis* étant noté par tous les auteurs. Par ailleurs,

le cortège d'algues des autres groupes systématiques, beaucoup plus riche que ne l'indique V. IONESCU-TECULESCU, se rapproche de celui du *Charetum vulgaris*. On peut suggérer comme hypothèse que *Ch. braunii*, assez récemment arrivé en Camargue, serait en train de coloniser les milieux qui lui sont favorables. Ainsi des populations non stabilisées s'installeraient progressivement parmi les associées du *Charetum vulgaris* dont les caractéristiques floristiques persisteraient.

TABLEAU 9

Evolution au cours d'un cycle de culture de l'abondance relative des espèces d'algues microscopiques (à l'exception des Diatomées et des Cyanophycées) dans une rizière du Mas St-Germain où se développent des Characées.

	Mai	Juin	Juillet	Août
<i>Cryptomonas</i> sp.	49,6	•	•	•
<i>Schroederia setigera</i>	4,2	•	•	•
<i>Monoraphidium</i> sp.	3,6	+	•	•
<i>Monoraphidium griffithii</i>	2,5	+	+	+
<i>Carteria</i> sp. et				
<i>Chlamydomonas</i> sp.	20,5	10,3	12,1	9,5
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	3,6	7,1	13,3	9,5
<i>Phacotus lenticularis</i>	2,8	14,8	3,6	10,6
<i>Cosmarium subcostatum</i>	+	35	5,5	6,3
<i>Scenedesmus bijugatus</i>	1,1	1,2	13,3	5,5
<i>Scenedesmus acutus</i>	+	2,2	10	4,9
<i>Scenedesmus spinosus</i>	+	2,5	2,9	5,7
<i>Cosmarium reniforme</i>	•	7,6	4,8	1,1
<i>Cosmarium laeve</i>	•	3,4	+	+
<i>Cosmarium Turpini</i> var. <i>extimium</i>	•	1,7	1,9	3,7
<i>Pediastrum boryanum</i>	•	+	9,3	4
<i>Coelastrum microporum</i>	•	1	2,4	2
<i>Tetradon caudatum</i>	•	1	1,9	+
<i>Docystis solitaria</i>	•	1,7	2,1	5,7
<i>Tetradon minimum</i>	•	•	3,6	7,5
<i>Scenedesmus incrassatus</i>	•	•	2,6	+
<i>Trachelomonas volvocina</i>	•	•	+	4,6
<i>Tetrastrum staurogeniaeforme</i>	•	1,7	•	•
<i>Tetradon</i> sp.	•	1,2	•	•
<i>Scenedesmus intermedius</i>	•	•	1,2	•
<i>Closterium acerosum</i>	•	•	1,7	•
<i>Closterium parvulum</i>	•	•	•	4,9
<i>Closterium moniliferum</i>	•	•	•	6,3

CONCLUSIONS

Les Characées des rizières comptent actuellement huit taxons cosmopolites qui manifestent une préférence pour les milieux alcalins (*Ch. vulgaris*). Certains ont une répartition plutôt méridionale (*Ch. vulgaris* var. *crassicaulis*, *Ch. gymnohylla*). La seule espèce remarquable est *Ch. braunii*.

L'ensemble des espèces d'algues compagnes ne présente que peu d'originalité. Les variations de l'abondance relative au niveau des groupes systématiques ou des espèces sont probablement dues aux caractéristiques individuelles de chaque rizière et

TABLEAU 10

Evolution au cours d'un cycle de culture de l'abondance relative des espèces d'algues microscopiques (à l'exception des Diatomées et des Cyanophycées) dans une rizière de la Tour du Valat où se développent des Characées

	Mai	Juin	Juillet	Août
<i>Chlorogonium elongatum</i> Dangeard	1,6	•	•	•
<i>Schroederia setigera</i> Lemm.	17,1	•	•	•
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> Wood	+	19,9	•	•
<i>Carteria</i> et <i>Chlamydomonas</i> sp.	51,2	+	+	•
<i>Actinastrum Hantzschii</i> Lagerh	2	1,1	•	+
<i>Scenedesmus arcuatus</i> Lemm	+	5,2	1,6	+
<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turp.) Breh.	2,6	+	13,9	8,9
<i>Scenedesmus armatus</i> Chod.	+	2,4	7,8	13,9
<i>Monoraphidium</i> sp.	1	+	1	6,9
<i>Monoraphidium griffithii</i> (Berbel.) Komark-Legn	1,9	+	6	8,4
<i>Euglena</i> sp. (f. métaboliques)	+	+	+	4,9
<i>Trachelomonas volvocina</i> Ehbent	+	+	+	3
<i>Cryptomonas</i> sp.	+	22,9	3,1	+
<i>Phacotus lenticularis</i> Stein	•	+	32,8	3,5
<i>Scenedesmus acutus</i> Meyen	•	6,4	10,2	8,4
<i>Scenedesmus spinosus</i> Chod	•	2,2	3,1	12,4
<i>Scenedesmus bijugatus</i> (Turp.) Huetzing	•	13	4,7	3,5
<i>Kirchneriella obesa</i> (West) Schmidle	•	1,7	2,1	•
<i>Coelastrum microporum</i> Nag	•	2,5	•	•
<i>Entosiphon sultatum</i> (Duj.) St.	•	•	2,1	5,9
<i>Docystis solitaria</i> Wittrocy	•	•	1,6	•
<i>Trachelomonas hispida</i> (Perty) St. Em. Defl.	•	•	1	•
<i>Crucigeniella apiculata</i> (Nag) Kom	•	•	•	2
<i>Closterium acutum</i> var. <i>variabile</i> (Lemm.) Krieger	•	•	•	1,5

aux méthodes culturales. Cependant, leur étude menée parallèlement à celle des Characées confère à ce travail une réelle nouveauté.

Au niveau de l'organisation de l'écosystème rizière, la prolifération des végétations à Characées en un très court laps de temps (inférieur à un mois) provoque des changements très importants au niveau des caractères physiques et chimiques de l'eau (encombrement de l'espace, écran à la lumière, équilibre calco-carbonique, etc.) dont les répercussions se manifestent tant dans la flore algale que pour la faune des Invertébrés. Diverses données sur la répartition

des peuplements de Characées au niveau d'une rizière, leur densité, leur productivité et leur impact sur le milieu feront l'objet d'un prochain article.

BIBLIOGRAPHIE

- AGUESSE (P.), BIGOT (A.), 1960. — Observations floristiques et faunistiques sur un étang de moyenne Camargue : la Baisse salée de la Tour du Valat. *Vie et Milieux*, **XI** (2), 284-307, 5 fig., 3 tabl.
- BOURRELLY (P.), 1966. — Les Algues d'eau douce. Tome I, 510 p. Edit. Boubée.
- BOURRELLY (P.), 1968. — Les Algues d'eau douce. Tome II, 420 p. Edit. Boubée.
- BOURRELLY (P.), 1970. — Les Algues d'eau douce. Tome III, 510 p. Edit. Boubée.
- BOURRELLY (P.), MANGUIN (E.), 1950. — Florure algologique d'une rizière de Camargue. *La Terre et la Vie*, **97**, 286-295.
- CARVALHO DE VASCONCELLOS (J. de), 1956. — Algas macroscópicas dos arrozais portugueses. Ministerio da Economia. Comissao Reguladora do comercio de Arroz. 69 p.
- CIFFERI (R.), 1963. — Le alghe delle acque dolci pavesi e vercellesi e le loro associazioni nelle risaie. *Il Riso*, **12** (2), 30-63.
- CORILLION (R.), 1957. — Les Charophycées de France et d'Europe occidentale. *Bull. Soc. Sci. Bretagne*, **32**, fasc. h. série 1 et 2, 499 p., 35 pl., 64 cartes.
- CORILLION (R.), 1961. — Les stations à *Tolypella hispanica* Nordstedt (Charophycée) du territoire français. *Rev. Algol.*, nlle sér., VI (fasc. 1), 33-37.
- CORILLION (R.), 1975. — Flore des Charophytes (Characées) du Massif armoricain et des contrées voisines d'Europe occidentale. T. IV : flore et végétation du Massif armoricain. Paris, 216 p., 16 pl., 18 cartes.
- CORILLION (R.), GUERLESQUIN (M.), 1959. — Observations charologiques (Ouest, Centre et Sud-Est de la France). *Bull. Soc. Sci. Bretagne*, XXXIV, 209-214.
- FLAHAULT (Ch.), COMBES (P.), 1894. — Sur la flore de la Camargue et des alluvions du Rhône. *Bull. Soc. Bot. France*, **41**, 37-58.
- FOURY (A.), PERRIN de BRICHAMBAUT (G.), SAUVAGE (Ch.), 1954. — Espèces adventices des rizières du Rharb. *Terre Marocaine*, **300**, 1-3.
- GONCALVES da CUNHA (A.), 1951. — Additions à la flore charologique du Portugal IV. *Bol. Soc. Brotariana*, XXV (2^e sér.), 25-30.
- GUERLESQUIN (M.), CORILLION (R.), 1961. — Compléments de phytogéographie et d'écologie charologiques. *Bull. Soc. Et. sci. Angers*, nlle sér., IV, 31-43, 8 cartes.
- GUPTA (A. B.), 1966. — Algal flora and its importance in the economy of rice fields. *Hydrobiologia*, **28** (2), 213-224.
- HUTCHINSON (G. E.), 1975. — A treatise on limnology. Vol. III, Limnological botany. J. Wiley. Interscience.
- IMAHORI (K.), 1954. — Ecology, phytogeography and taxonomy of the Japanese charophyta. Kanazawa Univ., 234 p., 41 pl., 66 fig., 25 tabl.
- IONESCU-TECULESCU (V.), 1972. — Alge micro-si macrofite din unele asociatii de Characeae. *Acta Bot. Horti Bucuresti*, 1970-1971, 379-386, 1 tabl.
- IONESCU-TECULESCU (V.), 1972. — Association de Characeae de la zone inondable du Danube. *Rev. Roum. Biol. Bot.*, **17** (1), 9-18, 5 tabl.
- JUILLET (A.), 1950. — A propos de la flore d'invasion dans les rizières. *Phytoma*, (mars 1950), 10-16.
- KAMAL AL-KAISI, 1976. — Contribution to the algal flora of the rice-fields of southeastern Iraq. *Nova Hedwigia*, **27** (3-4), 813-827.
- KHAN (M.), MATHUR (A.), 1976. — Algal flora of the rice-fields around Dehradun, India. *Revue Algol.*, N. S., II (3-4), 333-338.
- KHAN (M.), SARMA (Y. S. R. K.), 1967. — Studies on cytotaxonomy of Indian Charophyta. — I. *Chara. Phytos*, **6** (1-2), 36-47, 1 tabl., fig.
- KOL (E.), 1954. — Comparative algological and hydrobiological studies in rice fields in Hungary. *Acta Botanica*, **2** (3-4), 309-365.
- KRAUSE (W.), 1969. — Zur Characeenvegetation der Oberrheinebene. *Arch. Hydrobiol.*, suppl. XXXV (2), 202-253, 11 fig.
- KRAUSE (W.), 1977. — Klasse : *Charatea fragilis* (Fukarek 1961 n. n.) Krausch 1964 Gesellschaften aus Armlauchteralgen, — in : E. Oberdorfer, Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil. 1. Pflanzensoziologie, T. 10, 2^e ed., Iena, 78-88, 1 tabl., 1 fig.
- MARAZANOF (F.), 1969. — Contribution à l'étude écologique des mollusques des eaux douces et saumâtres de Camargue. I. Milieux-Espèces., *Ann. Limnol.*, **5**, 201-323.
- MARGALEF (R.), 1948. — Las asociaciones de algas en las aguas dulces de pequeno volumen del Nordeste de Espana. *Vegetatio, Acta geobotanica*, **1** (4-5), 258-284.
- MIGULA (W.), 1897. — Die Characeen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. — in. Kryptogamenflora von Deutschland. Österreichs und der Schweiz, éd. L. Rabenhorst, Vol. 5, 765 p., 149 fig.

- MOLINIER (R.), TALLON (G.), 1970. — Prodrome des unités phytosociologiques observées en Camargue. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 30, 5-110.
- MORAR (S. N.), 1968. — Mass development of algae in the rice-fields of the Kuban region. (En russe). *Izv. Akad. Nauk. SSSR. serie biol.*, 5, 619-698.
- MURUL ISLAM A. K. M., DWIDJENDRA SARMA, 1968. — The Characeae of East Pakistan. I. *Lychnothamum* and *Chara*. *J. Asiatic Soc. Pakistan*, 13 (3), 357-380.
- PETTIT (G.), SCHACHTER (D.), 1954. — La Camargue. Etude écologique et faunistique. *L'Année biol.*, 3^e sér., 30 (5-6), 193-253, 2 tabl., 1 carte.
- PONT (D.), 1977. — Recherches sur l'évolution saisonnière du peuplement de Copépodes, Cladocères et Ostracodes des rizières de Camargue. Thèse de spécialité, U.S.T.L., Montpellier.
- RAINERI (R.), 1929. — Caratteri e periodicità delle alghe nelle risaie del Vercellese. Studi sulla vegetazione del Piemonte, Torino.
- REMANE (A.), SCHLIEPER (C.), 1971. — Die Binnengewässer Vol. XXV. Biology of brackish water. E. Schweizerbart'sche Verlagbuchhandlung, Stuttgart.
- TALLON (G.), 1957. — Charophycées de Camargue. *La Terre et la Vie*, II-III, 120-121.
- TALLON (G.), 1958. — La flore des rizières de la région d'Arles et ses répercussions sur la culture du riz. *Végétation*, VIII (1), 20-42, 1 tabl.
- TAMISIER (A.), 1971. — Les biomasses de nourriture disponible pour les sarcelles d'hiver *Anas crecca crecca* en Camargue. *La Terre et la Vie*, 3, 344-377.
- TOMASELLI (R.), 1959. — Aspetti della vegetazione in risaia da vicenda delle zone periferiche e in risaia stabile. *Atti. Istit. Bot. Univ., Lab. Crittogamico Pavia*, sér. V, XVII, 3-15, 4 tabl.
- TOMASELLI (R.), 1961. — Notizie sulla flora infestante le colture nella piana di Catania. *Arch. Bot. Biogeogr. Ital.*, XXXVII, 4^e sér., VI (I-II), 36-44.
- TOURENQ (J. N.), 1975. — Recherches écologiques sur les chironomides (*Diptera*) de Camargue. Thèse d'Etat, Univ. Paul Sabatier, Toulouse.
- VAIDYA (B. S.), GONZALES (E. A.), 1963. — A systematic enumeration of the Charophytes of Western India. *Phykos*, 2 (1-2), 33-37.
- VILLENEUVE (Comte de), 1821. — Statistique du département des Bouches-du-Rhône, Tome 1.

ANNEXE 1

Enumération taxonomique des espèces dont l'abondance relative n'a jamais dépassé 1 % dans chacun des prélèvements.

CHLOROPHYCÉES - VOLVOCALES

Pandorina morum (Müller) Borg. (F), *Sphaerellopsis* sp. (TdV,SG), *Pteromonas angulosa* (Lemm.) (TdV), *Chlorogonium elongatum* Dangeard (SG), *Dysmorphococcus variabilis* Takeda (SG), *Eudorina unicocca* G. M. Smith (SG), *Eudorina elegans* Ehrenb.

CHLOROPHYCÉES - CHLOROCOCCALES

Scenedesmus intermedius Chod. (TdV), *Sc. spinosus* Chod. (B, P, TdV), *Sc. incrassatus* Bohl (G,F,SG,TdV), *Sc. opoliensis* P. Richt (F, SG), *Tetrastrum staurogeniaeforme* (Schr.) Lemm. (TdV), *Tetraedron caudatum* (Cord.) Hangs. (TdV,B,SG), *Tetraedron minimum* (A.Br.) Hangs., (TdV,SG), *Dictyosphaerium pulchellum* Wood, (TdV,B), *Kirchneriella obesa* (West) Schmidle, (TdV), *Crucigeniella rectangularis* (Näg.) Kom. (TdV), *Crucigeniella apiculata* (Lemm.) Kom. (TdV), *Actinastrum Hantzschii* (Lagerh. (TdV,SG), *Micractinium pusillum* Fres. (SG), *Polyedriopsis spinulosa* (Schmidle) (SG), *Coelastrum cambricum* Archer var. *intermedium* (Boh.) G.S. West (TdV), *Glaucocystis* sp. Itzigsohn (P), *Coelastrum microporum* Næg (G.F.B), *Pediastrum boryanum* (Turk.) Menegh. (P), *Westella botryoides* (West) de Wild. (G), *Pediastrum duplex* Meyen (SG,TdV,F), *Hydrodictyon reticulatum* (L.) Lagerh. (TdV,F,G,SG).

CHLOROPHYCÉES - DESMIDIALES

Closterium acerosum (Schr.) Ehrbg (TdV,SG), *Cl. Ehrenbergii* Menegh. (TdV,F), *Cl. subulatum* Naeg. (TdV), *Cl. moniliferum* (Borg.) Ehrenb. (TdV), *Cosmarium reniforme* (Ralfs) Arch. (SG,F,B), *C. abbreviatum* fa. (TdV), *C. regnellii* Wille (G.), *C. Meneghinii* Breb. (G), *C. phaseolus* Breb. (TdV,F), *C. formosulum* Hoff. (F), *Straurastrum* sp.

EUGLENOPHYCÉES

Trachelomonas oblonga (Lemm. (TdV,SG), *Tr. curta* (TdV), *Tr. hispida* (Pety) St. Em. Defl. (TdV), *Tr. volvocina* Ehrenb (G), *Tr. labiata* (Teil.) Hindak (TdV), *Tr. bacillifera* Playe (TdV), *Strombomonas fluviatilis* (Lemm.) Defl. (TdV), *Phacus orbicularis* Hübn (TdV), *Phacus pyrum* (Ehrbg.) Ste. (TdV), *Phacus* sp. *Euglena acus* Ehrbg. (TdV), *Euglena* sp. (fa.metabolique) (TdV).

XANTHOPHYCÉES

Goniocloris mutica (A.Br.) Fott (TdV,SG).

CRYPTOPHYCÉES

Cryptomonas reflexa (Mars.) Skuja (G,B), *Cryptomonas* sp. (G,B).

PREMIÈRES DONNÉES SUR L'ÉCOLOGIE
ET L'ÉTHOLOGIE DE *ZONITOIDES NITIDUS* MULLER
ET D'*OXYCHILUS DRAPARNAUDI* BECK
(MOLLUSQUES GASTÉROPODES PULMONÉS)
DANS LEURS HABITATS NATURELS

par Daniel RONDELAUD

Laboratoire de Biologie Animale (Pr. R. SOURIE),
Faculté des Sciences, 87060 Limoges
et Laboratoire d'Histologie-Embryologie-Cytogénétique (Pr. D. BARTHIE),
Faculté de Médecine et Pharmacie, 87032 Limoges

RÉSUMÉ

Ce travail apporte des précisions sur les cycles de vie, les déplacements et la malacophagie de *Zonitoides nitidus* et d'*Oxychilus draparnaudi* (Zonitidae) dans leurs habitats naturels situés sur des berges de rivières.

Zonitoides nitidus est une espèce qui suit le retrait de l'eau et consomme en abondance les Mollusques exondés (Limnées,...) : ceci lui permet d'acquies sa taille maximale en juillet-août et de pondre. Lors de la montée hivernale des eaux, *Zonitoides* regagne des zones plus élevées où il hiberne parfois avec *Oxychilus*. *Zonitoides* domine sur cette dernière espèce.

Le cycle biologique d'*Oxychilus draparnaudi* — malgré quelques déplacements en zone exondée — se déroule dans son habitat (rocaillies) avec une consommation périodique de *Cionella lubrica*.

Depuis plusieurs années, nous utilisons *Zonitoides nitidus* et *Oxychilus draparnaudi* comme agents de lutte biologique vis-à-vis des populations de Limnées tronquées (*Lymnaea truncatula*) en Haute-Vienne (RONDELAUD, 1975, 1976 a, 1977, 1978). Au début de l'assèchement estival des habitats à Limnées,

SUMMARY

These studies give informations on life-cycles, movements and malacophagous diets of *Zonitoides nitidus* and *Oxychilus draparnaudi* (Zonitidea) in natural habitats located on river banks.

Zonitoides nitidus is a species which goes behind retirement of the waters and consumes many exundated snails (*Lymnaea*,...) : this food allows it to get its highest size in July — August and to lay its eggs. With the winter rise of the water, *Zonitoides* gets back to higher habitats and sometimes hibernates with *Oxychilus*. *Zonitoides* is dominant on this last species.

The life cycle of *Oxychilus draparnaudi* — in spite of some movements on the exundated areas — is taking place in its habitat (rock-areas) with a periodical consumption of *Cionella lubrica*.

les deux espèces sont utilisées isolément ou en association.

L'utilisation pratique et intensive de ces techniques nécessite la mise au point de méthodes d'élevage en nombre, donc une étude préliminaire des modes de vie et comportements dans le milieu naturel.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. LES HABITATS D'EXPÉRIMENTATION.

Notre étude ne concerne que les habitats des deux espèces de *Zonitidae* situés sur les berges de cours d'eau. Nous avons choisi 5 groupes d'habitats :

— Groupe I : les deux espèces s'y rencontrent naturellement mais l'abondance d'*Oxychilus* est faible (1 individu pour 10 m² environ) : route du Petit Saint-Benoît (rive droite du Miosson au niveau d'un ancien lavoir) à Saint-Benoît et pont de la Casette (rive gauche de la Boivre) à Poitiers (Vienne).

— Groupe II : les populations assez abondantes des deux espèces descendent d'individus introduits en 1974 sur ces berges pour effectuer le contrôle biologique de *Lymnaea truncatula* : « abreuvier » de la Rivière (rive gauche de la Creuse) à Thenay et l'Ilon (rive gauche de la Creuse en aval de l'écluse sur 45 m de longueur) à Saint-Gaultier (Indre).

— Groupe III : seul *Zonitoides nitidus* s'y rencontre en populations assez abondantes : l'Ilon (rives gauche et droite des îles situées dans la Creuse) à Saint-Gaultier (Indre).

— Groupe IV : présence d'*Oxychilus draparnaudi* seul : pont de la Pénétrante Est (rive gauche du Clain en aval de l'écluse sur 120 m de longueur) à Poitiers (Vienne).

Quelques berges témoins dépourvues de ces *Zonitidae* (groupe V) ont été étudiées sur la rive gauche de la Creuse : Conives — La Renauderie à Thenay et l'Ilon (en aval du pont S.N.C.F.) à Saint-Gaultier (Indre).

2. PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL.

Les investigations ont porté : (a) sur la croissance et la longévité des individus, (b) sur les déplacements collectifs des populations, (c) sur l'activité prédatrice malacophage, (d) sur la compétition existant entre les deux espèces de *Zonitidae* étudiées.

Seuls les déplacements et la malacophagie ont été étudiés dans les habitats des groupes II, III et V. Sur l'aire de ces derniers, nous avons délimité 4 zones parallèles au cours de la rivière et choisies en fonction de la végétation ; ces zones ont 18 m de longueur chacune. La zone 1 (Z 1) est dépourvue de macrophytes et exondée sur une période allant généralement de juillet à novembre. La zone 2 (Z 2) comporte un groupement à *Baldingera arundinacea* (Graminées) et est inondée pendant une période allant de 4 à 5 mois. La zone 3 (Z 3) présente une végétation polymorphe ; l'inondation y est très exceptionnelle. La zone 4 (Z 4) de type rudéral est parsemée de pierres de taille variable, plus ou moins enterrées dans des déblais avec un peuplement d'orties : elle ne se trouve que dans les habitats du groupe II ; nous n'y avons jamais observé d'inondation.

Nous avons en outre délimité 6 bandes suivant la pente de la berge : ces bandes de 3 mètres de largeur chacune recoupent les diverses zones précédemment décrites.

Les observations ont été effectuées tous les 2 mois en 1976-1977 à raison d'une bande par habitat (soit 2 pour un groupe d'habitats) pour chaque relevé. Nous avons compté :

— les nombres de *Zonitoides* et d'*Oxychilus* vivants sur les diverses zones ;

— les nombres de coquilles vides, entières ou brisées, propres à l'intérieur et de couleur jaune, ce qui correspond à des mollusques de l'année. Nous avons délaissé les coquilles blanchies ou emplies de terre, d'ailleurs rares.

Toutes les valeurs obtenues lors d'un relevé ont été ramenées à une moyenne par habitat en tenant compte des zones et des espèces de mollusques.

RÉSULTATS

1. CYCLES DE VIE DE *Zonitoides nitidus* ET D'*Oxychilus draparnaudi*.

Les mesures concernent le diamètre externe de la coquille et portent tous les mois sur 100 individus

de chaque espèce : les mollusques sont récoltés, mesurés et remis dans les habitats des groupes I et IV. Nous ne considérons dans ce travail que les pourcentages :

— de *Zonitoides* présentant un diamètre inférieur à 2 mm ou supérieur à 5 mm ;

— d'*Oxychilus* de diamètres inférieur à 3,5 mm, compris entre 5,5 et 7,5 mm ou supérieur à 13,5 mm.

L'examen de la figure 1 appelle les commentaires suivants :

a) Pour *Zonitoides nitidus* (fig. 1 A), les jeunes présentant un diamètre inférieur à 2 mm se rencontrent toute l'année sur ces habitats mais c'est entre juillet et septembre que les nombres de jeunes sont les plus élevés.

Les mêmes conclusions s'observent pour les individus présentant un diamètre supérieur à 5 mm mais les nombres maxima s'observent de juin à août.

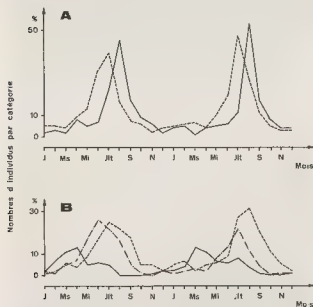


FIG. 1. — Les cycles de vie de *Zonitoides nitidus* et d'*Oxychilus draparnaudi* en 1975-1976 dans les habitats des groupes I et IV (Poitiers, Vienne).

— Les pourcentages de *Zonitoides* présentant un diamètre inférieur à 2 mm (trait continu) ou supérieur à 5 mm (pointillés) (I A).

— Les pourcentages d'*Oxychilus* de diamètres inférieur à 3,5 mm (trait continu), compris entre 5,5 et 7,5 mm (pointillés) ou supérieur à 13,5 mm (trait ponctué) (I B).

En raison de l'existence de ces 2 pics, le cycle de vie de *Zonitoides* est donc de 12 à 13 mois sur le terrain.

b) Pour *Oxychilus draparnaudi* (fig. 1 B), les jeunes de diamètre inférieur à 3,5 mm se rencontrent seulement de novembre à juillet mais sont absents des prélèvements réalisés lors de l'estivation. Leur abondance est maximale de mars à mai.

Les individus de diamètre moyen (entre 5,5 et 7,5 mm) sont en nombres maxima durant l'estivation. Par contre, la survenance de cette période entraîne une diminution très nette du nombre d'adultes jusqu'à disparition complète : en effet, les individus atteignent la limite maximale de taille (LMT) et meurent lors du dessèchement progressif des habitats.

Le cycle de vie d'*Oxychilus draparnaudi* — déjà signalé par GERMAIN (1930) et RIGBY (1963) — atteint 14 à 16 mois dans le cadre de cette étude.

2. LEURS DÉPLACEMENTS.

Nous avons regroupé sur la figure 2 les données concernant les nombres de *Zonitoides* ou d'*Oxychilus* vivants comptés sur les 4 zones des habitats des groupes II et III lors des relevés bimensuels effectués en 1976-1977. L'interprétation de cette figure permet les remarques suivantes :

a) L'exondation progressive des zones 2 et 1 est suivie de leur envahissement par *Zonitoides nitidus*. Corrélativement les effectifs de cette espèce sur les zones 3 et 4 se raréfient et s'annulent même pour les relevés de juillet et septembre.

Lors de la montée hivernale de l'eau, les zones 1 et 2 deviennent immergées, ce qui entraîne un déplacement des individus vers les zones 3 et 4.

La zone 1 reste toujours pauvre en *Zonitoides* et ne représente qu'une zone de brefs déplacements à but alimentaire, car elle constitue l'habitat de *Lymnaea limosa*.

La distribution des populations de *Zonitoides* associées à *Oxychilus* (habitats du groupe II) ou

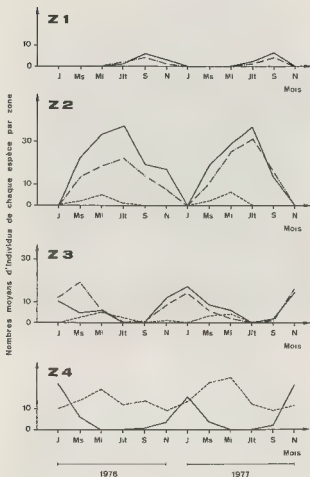


FIG. 2. — La distribution des Mollusques *Zonitoides* sur les 4 zones des habitats des groupes II et III lors des relevés bimensuels en 1976-1977. *Zonitoides* des habitats II (trait continu); *Oxychilus* des mêmes habitats (pointillés); *Zonitoides* des habitats III (trait ponctué).

monospécifiques (habitats du groupe III) est sensiblement homogène sur les diverses zones.

b) Les individus d'*Oxychilus* colonisent en faible quantité la zone 2 exondée dans les relevés de mars à juillet puis disparaissent de celle-ci lors des relevés ultérieurs. Les mêmes faits s'observent au niveau de la zone 3, zone de transition. Par contre l'occupation de la zone 4 est permanente quelle que soit la période de l'année.

3. ETUDE GÉNÉRALE DE LEUR MALACOPHAGIE.

Les taux comparés de prédation sur chaque zone sont estimés par les nombres de coquilles vides et propres retrouvées tout au long de l'année. La prédation n'est pas l'œuvre unique des 2 espèces de *Zonitidae* étudiées mais elles en sont les agents principaux (RONDELAUD, 1976 b).

Nous avons dénombré les coquilles vides tous les 2 mois sur les 4 zones des habitats des groupes II, III et V (témoins). Ces coquilles concernent les espèces suivantes :

— *Lymnaea limosa*, *L. truncatula*, *Succinea* sp. et *Cionella lubrica* (sur la figure 3);

— *Zonitoides nitidus*, *Oxychilus draparnaudi* et *Trichia* sp. (sur la figure 4).

Les espèces dont les coquilles ne se rencontrent que par unités : *Retinella nitidula*, *Euconulus fulvus*, *Cepaea nemoralis*, n'ont pas été prises en compte.

Sur les figures 3 et 4, sont indiqués les nombres globaux de coquilles classées par espèce ainsi que ceux concernant les coquilles ayant atteint la limite maximale de taille (LMT) de l'espèce concernée. De la figure 3, nous pouvons dégager les données suivantes :

a) Les coquilles vides ne se rencontrent sur les zones 1 et 2 qu'après leur exondation. Par contre, elles se trouvent en permanence dans les autres zones.

b) Sur les habitats du groupe II soumis antérieurement à l'action prédatrice des *Zonitidae* (RONDELAUD, 1976 a), les Limnées tronquées ont disparu. L'impact des prédateurs — sur les zones 1 et 2 — porte sur *Lymnaea limosa* et *Succinea* sp. : les coquilles relevées sont de taille très variable. Par contre celles provenant de *Cionella lubrica* — surtout d'adultes ayant atteint la limite maximale de taille — ne s'observent que tardivement sur la zone 2.

Au niveau des zones 3 et 4, les coquilles de *Cionella lubrica* se rencontrent en nombres élevés avec une augmentation plus forte sur la zone 4. Les coquilles d'adultes LMT constituent 70 à 80 % des effectifs.

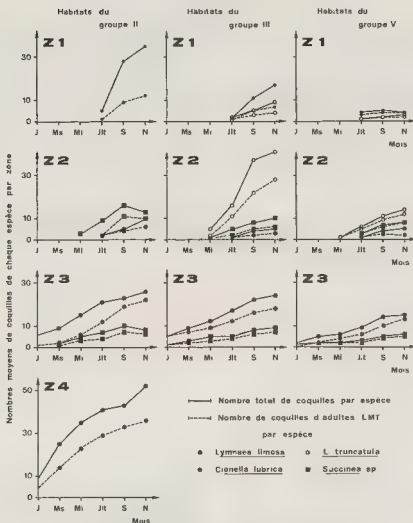


FIG. 3. — La distribution des coquilles appartenant à 4 espèces de Mollusques sur les zones des habitats des groupes II, III et V (témoins) en fonction des divers relevés bimensuels de l'année 1977.

c) Sur les habitats du groupe III présentant seulement des *Zonitoides*, la prédation touche surtout *Lymnaea truncatula*. Les coquilles des 3 autres espèces ne s'y rencontrent qu'en nombres plus faibles.

Sur la zone 3, les résultats sont sensiblement identiques à ceux obtenus dans la même zone des habitats du groupe II.

d) Sur les habitats témoins (groupe V), les coquilles des diverses espèces de mollusques sont en

nombres faibles et concernent principalement des adultes ayant atteint la limite maximale de taille.

En ce qui concerne les mollusques *Zonitidae* (fig. 4), leur distribution revue sur les habitats du groupe II montre :

— que la plus grande partie des coquilles vides de *Zonitoides nitidus* s'observe dans la zone 2 à partir du relevé de juillet. Les zones 3 et 4 montrent également la présence de coquilles en nombres

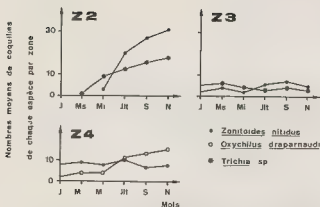


FIG. 4. — La distribution des coquilles de *Zonitoides nitidus*, d'*Oxychilus draparnaudi* et de *Trichia sp.* sur les diverses zones des habitats du groupe II en fonction des divers relevés bimensuels de l'année 1977

très faibles et sensiblement identiques, quels que soient les relevés;

— que les coquilles d'*Oxychilus* ne se rencontrent que dans la zone 4 avec une augmentation nette à partir de juillet.

Les coquilles de *Trichia sp.* ne se rencontrent que dans les zones 2 et 3 et présentent les mêmes caractéristiques que celles de *Zonitoides*. Ces *Trichia* sont délaissés par les mollusques *Zonitidae* aussi bien dans la nature qu'au laboratoire. Nous n'avons pas pu expliquer ce fait.

4. LA COMPÉTITION ENTRE LES 2 ESPÈCES DE *Zonitidae* DANS LEURS HABITATS NATURELS.

Durant la saison froide, les divers mollusques se rassemblent fréquemment en groupes polyspécifiques pour hiverner dans des « caches » situées au-dessus du niveau maximum de l'eau. Dans les habitats du groupe I, les 2 espèces étudiées se retrouvent ensemble dans ces « caches » et leur cohabitation entraîne la consommation d'un certain nombre d'individus transhibernants. Aussi avons-nous procédé (tableau I) à l'analyse de la distribution des coquilles vides et des individus survivants classés par nombre et

par espèce lors des observations effectuées pendant 4 ans sur ces habitats afin de rechercher l'espèce de *Zonitidae* la plus compétitive. Nous remarquons :

— que les *Zonitoides* survivants dominent nettement en nombre les *Oxychilus* lorsque les 2 espèces sont ensemble dans les mêmes « caches » (années 1974 à 1976);

— mais que l'absence de *Zonitoides* dans certaines « caches » (année 1977) se traduit par la présence de nombres plus élevés d'*Oxychilus* survivants;

— que les individus transhibernants concernant les autres espèces de mollusques — sauf *Trichia sp.* — sont en nombres très faibles (6,3 à 12,5 %).

DISCUSSION

La mise au point de méthodes d'élevage standard de mollusques *Zonitidae* nécessite de posséder des données précises sur l'écologie et la biologie de ces prédateurs. Si la systématique et la morphologie de ces espèces sont mieux connues (GERMAIN, 1930; RIGBY, 1963; RIJDEL, 1970), par contre les documents manquent sur l'écologie de ces espèces (LLOYD, 1970). Les quelques références bibliographiques (FROMMING, 1940; RIGBY, 1963) restent incomplètes sur ce dernier point et c'est pourquoi notre travail apporte une contribution à la connaissance de la biologie de ces 2 espèces sur des berges de rivière.

1) *Zonitoides nitidus*, espèce hygrophile, suit le retrait de l'eau. Ce déplacement vertical lui permet de consommer en abondance les mollusques exondés, essentiellement des Limmées. La présence de cette nourriture animale lui permet d'acquies sa taille maximale en juillet-août et de pondre.

Lors de la remontée hivernale des eaux, les *Zonitoides* rejoignent des zones plus élevées où ils hibernent parfois avec *Oxychilus*. *Zonitoides* domine sur cette dernière espèce.

2) *Oxychilus draparnaudi*, espèce « anthropophile » (BOYCOTT, 1934) se cantonne préférentiel-

TABLEAU I

La distribution des coquilles vides (COQ) et des individus survivants (V) classés par espèce dans les « caches » d'hivernation des habitats du groupe 1 pendant 4 ans. Les chiffres entre parenthèses correspondant aux nombres de « caches » étudiés. P.: taux de survie (en pourcentage).

Espèces de Mollusques	Relevés réalisés en mars								
	1974		1975		1976		1977		Totaux
	COQ.	V.	COQ.	V.	COQ.	V.	COQ.	V.	COQ V P
<i>Zonitoides nitidus</i>	(35)	42	(53)	48	(26)	25	(35)	29	496 144 22,5
<i>Oxychilus draparnaudi</i>	37	1	44	5	17	1	27	9	25 16 11,3
<i>Retinella nitidula</i>	40	7	21	2	22	9	24	13	107 31 22,4
<i>Vallonia pulchella</i>	9	2	26	1	12	1	7	1	54 5 9,4
<i>Cionella lubrica</i>	17	-	11	-	9	3	7	-	44 3 6,3
<i>Zonitoides rotundatus</i>	3	-	5	-	4	2	2	-	14 2 12,5
<i>Succinea</i> sp.	-	-	1	1	2	-	-	-	13 1 7,1
<i>Trichia</i> sp.	-	-	-	-	2	1	3	1	6 2 25
<i>Eucornutus fulvus</i>	1	1	1	1	-	-	1	-	3 2
<i>Helix hiemalis</i>	1	-	-	-	-	-	1	-	2 -
Totaux	262	53	283	58	144	42	175	53	864 206

lement dans des zones de déblais riches en pierres. Malgré quelques déplacements en zone exondée, le cycle biologique se déroule essentiellement dans ces rocaillies avec une consommation périodique de *Cionella lubrica*.

Il ressort de notre étude que les 2 espèces de *Zonitidae* étudiées ne peuvent être élevées ensemble dans les mêmes bacs d'élevage. L'habitat d'*Oxychilus* consiste en pierres plus ou moins enterrées tandis que *Zonitoides* nécessite — pour son élevage — des zones boueuses alternant avec des zones plus sèches avec abris.

Dès 1976, nous avons essayé des méthodes d'élevage dans le cadre d'une exploitation agricole sans entretien particulier. Les résultats feront l'objet d'une note ultérieure.

BIBLIOGRAPHIE

- BOYCOTT (A. E.), 1934. — The habitats of land Mollusca in Britain. *J. Ecol.*, **22**, 1-36.
- FROMMING (E.), 1940. — Kleine Beiträge zur Lebensweise von *Zonitoides nitidus* O.F. Müller. *Arch. Moll.*, **72**, 158-160.
- GERMAIN (L.), 1930. — Mollusques terrestres et fluviatiles, 1^{re} partie (Faune de France, t. 21). Libr. Fac. Sciences édit., Paris, 477 p.
- LLOYD (D. C.), 1970. — The function of the odour of the garlic snail, *Oxychilus alliarius* (Pulmonata: Zonitidae). *Malacologia*, **10**, 441-449.
- RIEDEL (A.), 1970. — Beitrag zur Kenntnis der Zonitidae (Gastropoda) der französischen Pyrenäen. *Fragm. Faun.*, Warszawa, **15**, 379-399.
- RIGBY (J. E.), 1963. — Alimentary and reproductive systems of *Oxychilus cellarius* (Müller) (Stylommatophora). *Proc. Soc. Zool. Lond.*, **141**, 311-359.

- RONDELAUD (D.), 1975. — La prédation de *Lymnaea (Galba) truncatula* Müller par *Zonitoides nitidus* Müller, moyen de lutte biologique. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, **50**, 55-61.
- RONDELAUD (D.), 1976 a. — L'intérêt d'une association de Mollusques Zonitidae dans le contrôle biologique de *Lymnaea (Galba) truncatula* Müller sur terrains siliceux et calcaire. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, **51**, 41-49.
- RONDELAUD (D.), 1976 b. — Analyse biocénotique et activité prédatrice des Carabiques dans les habitats de *Lymnaea (Galba) truncatula* Müller dans le nord-ouest du Limousin. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, **385**, 57-66.
- RONDELAUD (D.), 1977. — Résultats et problèmes posés par l'introduction de Mollusques Zonitidae dans quelques biotopes à Limnées tronquées en Indre et Haute-Vienne. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, **52**, 521-530.
- RONDELAUD (D.), 1978. — Contribution à l'étude écologique et éthologique de *Lymnaea (Galba) truncatula* Müller, vecteur de *Fasciola hepatica* L. Recherche de moyens de lutte biologique en Limousin. Thèse Doct. ès-Sci. Nat., Limoges, n° 78-4, 302 p.

ANALYSES D'OUVRAGES

Guide de la Nature en France. Préface de Paul-Emile VICTOR. Bordas, 1979, 504 p., nombreuses figures et photos.

Ce livre est fort bien fait pour le grand public, et présente les caractéristiques de la Nature région par région, avec évidemment, tout ce qui mérite d'être protégé en première urgence. Vu la taille du volume, il n'était pas possible d'analyser l'ensemble des problèmes.

Une introduction relativement brève passant de l'espace français au domaine souterrain, on arrive, à la page 93, à l'énumération des grandes régions écologiques de notre pays.

Enfin, toute la dernière partie, de la page 399 à la page 482 est consacrée à la découverte de la France concernant aussi bien les sentiers de marche que les randonnées et que la chasse photographique avec bien sûr beaucoup d'autres rubriques. Ensuite sont donnés, pour terminer, les renseignements sur les espaces en danger, sur la chasse, sur les parcs et sur les associations.

Il ne fait aucun doute à nos yeux que ce type d'ouvrage pourrait utilement être conservé, en particulier dans les véhicules de chacune des familles qui se déplacent au travers de l'hexagone.

C.D.D.

J. FONTANEL, 1979. — Les cahiers de l'écologie-Écologie, Économie et Plurigestion. Editions Entente, 12, rue Honoré Chevalier, 75006 Paris, 207 p.

Les trois parties concernent la contestation écologique, les réflexions suscitées par l'écologie et un projet de société écologique.

On pourra lire avec une particulière attention la dernière partie qui intéresse chacun d'entre nous.

C.D.D.

2nd Miami International Conference on alternative energy sources, 10-13 December 1979, Miami Beach, Florida. Proceedings of condensed papers — Clean Energy Research Institute, School of Engineering and Architecture University of Miami, Coral Gables, P.O. Box 24 8294, Florida 33124 — Edited by T. NEJAT VEZIROGLU, 807 p.

Le Symposium a porté sur les collecteurs solaires, sur les surfaces photovoltaïques, et sur l'énergie solaire. Il s'agit d'un document très important dont l'analyse complète ne peut être donnée ici.

C.D.D.

D. LE GOURIÈRES. — Énergie éolienne, Théorie, conception et calcul pratique des installations, 1980. Editions Eyrolles, 61, boulevard Saint-Germain, Paris-5^e, 267 p., 182 fig., 14 photos.

La présentation de l'ensemble des questions est extrêmement bien faite. Il faut dire toutefois qu'elle correspond à un niveau technique élevé puisqu'elle définit aussi bien les principes de l'énergie éolienne que tous les types de matériel qui peuvent être utilisés pour la capter. Tous ces documents seront très intéressants pour chacun de ceux qui ont à donner des cours d'écologie puisque, aussi bien, la partie scientifique est également développée en fonction de la prospective.

Le chapitre IX débouche sur l'aspect économique de l'exploitation du vent et sur les perspectives de développement. Il est peut être un peu court, et c'est la seule chose que l'on pourrait regretter.

Au total, un travail très utile et fort bien présenté et illustré.

C.D.D.

Françoise BILLAUDOT et Michèle BESSON-BULLAUMOT, 1979. — Environnement, Urbanisme, Cadre de Vie. Le Droit et l'Administration, 766 p. Editions Montchrestien.

Pour analyser cet ouvrage, le meilleur moyen est de donner la dernière phrase de l'introduction du Professeur Roland Drago : « Notre droit public a toujours tenu compte des préoccupations d'environnement, mais il s'agissait d'aspects particuliers, souvent fondés sur des motifs de police. Aujourd'hui le droit public de la construction et de l'urbanisme est imprégné de la

matière écologique et l'on ne voit pas comment il pourrait désormais s'en dissocier. Autrement dit, il n'est plus neutre et un véritable déterminisme a conduit le législateur, l'administration et le juge à le transformer de l'intérieur. Le livre de Mmes Billaudot et Besson-Guillaumot montre à quel point cette transformation est profonde et irréversible.

Notons aussi l'importance du chapitre qui commence page 651 et qui s'appelle : « Les obstacles à un véritable consensus ».

La bibliographie sélectionnée est excellente.

C.D.D.

Le Directeur de la Publication : CL. DELAMARE DEBOUTTEVILLE

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés réservés pour tous pays.

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou des ayants-droits ou ayants-cause, est illicite » (alinéa 1^{er} de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

Imprimerie Louis-Jean, 05002 Gap (France). Dépôt légal n° 444-1980. — Imprimé en France.

OJD Diffusion — Numéro d'inscription à la Commission Paritaire : 50062.



INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Seuls les membres de la Société à jour de leur cotisation peuvent publier dans le Bulletin. Dans tous les cas les articles proposés seront soumis à un comité de lecture composé par le Conseil de la Société d'Ecologie. Sauf dérogation spéciale les articles ne devront pas dépasser 20 pages imprimées. Les clichés photographiques sont à la charge des auteurs.

Les manuscrits, dactylographiés en double interligne au recto seulement de feuilles numérotées, seront présentés sous leur forme définitive, et rigoureusement soignés dans le fond comme dans la forme. Les noms propres devront être en capitales ou soulignés d'un double trait, les noms scientifiques latins soulignés d'un seul trait. Le titre du manuscrit devra être suivi du prénom et du nom du ou de chacun des auteurs, ainsi que de l'adresse du laboratoire dans lequel le travail a été effectué. Les auteurs éviteront, sauf nécessité impérieuse, les abréviations autres qu'usuelles; les notes infrapaginales, exceptionnelles et courtes, seront numérotées de 1 à n du début de l'article à la fin. Les références bibliographiques seront groupées à la fin du texte dans l'ordre alphabétique des noms d'auteurs; elles devront être conformes au modèle suivant :

De BACH (P.) et SUNDBY (R.A.), 1963. — Competitive displacement between ecological homologues. *Hilgardia*, 34, p. 105-166.

Le titre des périodiques sera abrégé d'après les règles internationales de nomenclature (*World list of scientific publications*, 4^e édition). Tout article de plus de 4 pages imprimées sera précédé d'un résumé en anglais ou en allemand. Ce résumé sera conforme au Code du bon usage en matière de publications scientifiques (UNESCO/NS/177).

Les dessins, exécutés à l'encre de Chine sur papier calque, bristol ou carte à gratter, ainsi que les photos, devront être groupés de façon à éviter le plus possible des frais de mise en page. La réduction souhaitée sera indiquée sur chaque figure. On évitera de fournir des données chiffrées à la fois sous forme de tableaux et de graphiques. Les manuscrits qui ne seront pas présentés suivant ces normes seront renvoyés à leurs auteurs.

Un jeu d'épreuves accompagnées des illustrations est envoyé aux auteurs qui devront retourner l'ensemble après correction et indication de l'emplacement souhaité pour les figures, au plus tard dans un délai de dix jours. La société offre gratuitement 25 tirés à part. Les auteurs qui en désirent davantage joindront un bon de commande en retournant leurs épreuves. Ils régleront la facture directement à l'imprimeur. Les analyses d'ouvrages, nouvelles et les rubriques « Activités de la Société » ne peuvent être fournies sous la forme de tirés à part.

Les membres de la Société peuvent publier dans le Bulletin des travaux originaux, et des mises au point sur des sujets se rapportant aux divers domaines de l'écologie générale et appliquée. Les manuscrits doivent être envoyés soit au Secrétaire du Bulletin, soit de préférence à un membre du Conseil de la spécialité choisie (cf. page de couverture la liste des membres du conseil et leurs spécialités) qui, après lecture, fera parvenir le manuscrit au Secrétaire du Bulletin. Les analyses d'ouvrages ou d'articles de revues suffisamment importants seront également les bienvenus. Dans ce dernier cas il est recommandé de prendre contact au préalable avec le Secrétaire du Bulletin pour éviter les doubles emplois.

TARIF ABONNEMENT 1980

FRANCE :		
Abonnement particulier,	membre	150 F
Abonnement Collectivité		250 F
ETRANGER :		
Abonnement particulier		200 F
Abonnement Collectivité		270 F
Cotisation simple (sans abonnement au bulletin)		40 F

Les pays suivants sont assimilés à la France : Belgique, Luxembourg, Suisse et Italie.

Le Conseil qui s'est réuni le 18 novembre, tient à faire remarquer que les rajustements proposés sont absolument indispensables dans les conditions économiques actuelles. Il n'en demeure pas moins que le *Bulletin d'Ecologie* reste certainement le périodique français d'écologie le meilleur marché.

IMPORTANT

Toutes les cotisations doivent, désormais, être payées directement et de façon impersonnelle à M. le Trésorier de la Société d'Ecologie, et adressées à :

Monsieur le Trésorier de la Société d'Ecologie
S/Couvert de M. le Secrétaire général
4, avenue du Petit Château
F 91800 BRUNOY
C.C.P. n° 30279-62 LA SOURCE

Ceci, afin de tenir à jour correctement le fichier. Le Secrétaire général enverra au trésorier les chèques et les rectifications à faire au fichier de façon à lui faciliter la tâche.

13 OCT. 1980

